



Institut National des Sciences Appliquées de Lyon
2009 - 2010

Rapport de Stage

Modélisation de la propagation
de ravageurs dans des milieux fragmentés

Elodie Girard

Quatrième Année
BioInformatique et Modélisation

Responsables

Valérie Lemesle
URSCA
CIRAD

Frédéric Grogard
COMORE
INRIA

Ludovic Mailleret
URIH
INRA



Table des matières

Présentation des Instituts	i
INRIA Sophia Antipolis	i
INRA	i
CIRAD	ii
Introduction	1
1 Les invasions biologiques	2
1.1 Les espèces invasives	2
1.2 La production de coton, l’or blanc d’Afrique	2
1.3 De nombreux nuisibles	3
1.3.1 Les techniques de lutte	3
1.3.2 Les lépidoptères, ravageurs cibles	4
1.4 Les milieux fragmentés	5
1.5 L’effet Allee dans les invasions biologiques	5
1.5.1 Effet Allee fort et faible	6
1.5.2 “Range pinning”	6
1.5.3 Différentes causes	6
1.6 Synthèse	7
2 Historique des modèles	8
2.1 L’évolution des modèles	8
2.2 Le modèle logistique de Verhulst	9
2.2.1 En temps continu	9
2.2.2 En temps discret	9
2.3 Le modèle Allee	10
3 Modèles semi-discrets	11
3.1 Définition	11
4 Étude sur un patch	12
4.1 Immigration constante	12
4.2 Émigration densité-dépendante	13
4.2.1 En temps continu	13
4.2.2 En temps semi-discret	14
4.3 Émigration et immigration	20
4.3.1 Étude géométrique en temps continu	20
4.3.2 Comparaison des modèles	21
4.3.3 Approche de simulation : comparaison avec le temps continu	22
5 Étude sur plusieurs patches	23
5.1 Définitions des modèles	23
5.2 Observations des simulations	24
6 Conclusion	26
Références	I
Annexes	II

Présentation des Instituts

J'ai réalisé mon stage sous la tutelle de trois chercheurs, d'instituts différents, réunis sous le projet **D&GEI**¹, qui se tient dans le cadre d'un appel à idées **RNSC**² 2009.

Ce projet réunit donc le Dr. **Valérie Lemesle** de l'équipe CARABE de l'URSCA du CIRAD de Montpellier, le Dr. **Frédéric Grognard** du projet COMORE de l'INRIA de Sophia-Antipolis et du Dr. **Ludovic Mailleret** de l'URIH de l'INRA de Sophia.

Afin de bénéficier de l'encadrement prestigieux apporté par l'important nombre de chercheurs, doctorants et stagiaires de Sophia-Antipolis, j'ai effectué mon stage dans les locaux de l'INRIA.

INRIA Sophia Antipolis

L'**INRIA** Sophia Antipolis - Méditerranée, Institut National de Recherche en Automatique et Informatique, est l'un des huit centres de recherche spécialisés dans le domaine des Sciences et Technologies de l'Information et de la Communication (STIC).

Établissement Public à Caractère Scientifique et Technologique (EPST), il a été créé en 1967 suite au lancement du Plan calcul, dont l'ambition était de réunir les différents talents de France dans ces domaines. L'implantation de son site au coeur de la technopole Sophia-Antipolis depuis 1983 lui confère des avantages indéniables notamment au niveau de la mise en place de partenariat.

L'INRIA a choisi de structurer ses activités de recherches de manière singulière, les divisant par thématique en équipe-projet INRIA (EPI). Ces EPI, constituées de chercheurs, d'enseignants-chercheurs, de doctorants et d'ingénieurs ont comme objectif de relever un défi scientifique et technologique dans l'un des domaines de recherche prioritaires définis dans le plan stratégique.

EPI COMORE

C'est donc au sein de l'EPI **COMORE**, **CO**ntôle et **MO**délisation de **RE**ssources **RE**nouvelables que j'ai été accueillie. COMORE est un projet commun à l'INRIA et au CNRS, s'inscrivant dans le domaine de recherche STIC pour les sciences de la vie et de l'environnement et se focalisant sur la modélisation et le contrôle du vivant.

L'objectif global de ce projet est de développer des méthodes de l'automatique et de la théorie des systèmes dynamiques pour les appliquer à la gestion des ressources vivantes exploitées en vue de l'améliorer.

INRA

L'**INRA**, Institut National de la Recherche Agronomique est un EPST créé en 1946 dans le contexte de la reconstruction nationale d'après guerre et du projet de modernisation de l'agriculture française.

Premier institut de recherche agronomique en Europe et deuxième dans le monde, l'INRA concentre ses recherches sur la préservation de l'environnement et de l'agriculture.

Le centre unique INRA PACA, créé en 2010 en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, résulte de la fusion des centres INRA d'Avignon et de Sophia-Antipolis. Parmi ses différentes unités de recherche, l'**URIH**, Unité de Recherches Intégrées en Horticulture - UR 880, focalise ses études sur les systèmes serres dans l'objectif global d'un plus grand respect de l'environnement.

¹Dynamique & Gestion des Espèces Invasives

²Réseau National des Systèmes Complexes

CIRAD

Le CIRAD, Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement est un Etablissement Public à Caractère Industriel et Commercial (EPIC), placé sous la double tutelle du ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche et du ministère des Affaires étrangères et européennes.

Basé principalement à Montpellier, le CIRAD a pour vocation l'obtention de réponses aux enjeux internationaux concernant l'agriculture, en collaboration avec les pays du Sud. Parmi les 90 pays collaborateurs du CIRAD, nous retrouvons de nombreux pays d'Afrique de l'Ouest mais aussi d'Afrique centrale et orientale.



Fig 1 - Pays coopérateurs avec le CIRAD dans le monde © *cirad.fr*

Parmi ses différentes unités se trouve l'URSCA, Unité de Recherche Systèmes de Culture Annuels, dont fait partie l'équipe CARABE, CARActérisation et gestion intégrée des risques d'origine Biotique pour les Ecosystèmes cultivés.

Cette équipe s'est spécialisée dans la conception de stratégies durables pour la limitation de l'incidence des organismes nuisibles au sein des espaces cultivés, en Afrique sub-saharienne particulièrement, en analysant les mécanismes régissant la dynamique des populations et les interactions entre les bioagresseurs et leurs plantes hôtes.

Cette compréhension est étroitement liée à la quantification des impacts écologiques, socio-économiques et environnementaux induite par les nombreuses innovations mises en place dans ces agrosystèmes, qu'il s'agisse de pratiques culturales, de choix variétaux (y compris celui de plantes génétiquement modifiées pour résister à certains insectes), ou d'interventions chimiques.

Introduction

L'intensification des échanges commerciaux, le changement climatique et l'augmentation des températures ne sont que des exemples du changement global actuel qui a pour conséquences, entre autres, une redistribution massive des espèces animales à l'échelle planétaire.

Ces migrations plus ou moins massives peuvent être qualifiées de “bio-invasions” et ces espèces invasives entraînent des dégâts importants tant au niveau des écosystèmes naturels, qui se retrouvent déséquilibrés, qu'à celui des espaces cultivés, qui sont ravagés.

Ces espèces, dites **invasives**, sont multiples et leurs conséquences économiques souvent majeures. On peut noter l'impact important du Phylloxéra (*Dactylosphaera vitifoliae*) sur les vignes européennes au XIX^{ème} siècle.

Cependant, les espèces exotiques ne sont pas les seules qui causent des problèmes majeurs. En effet, du fait des différents modes de cultures, les agriculteurs font face à l'émergence de nouveaux ravageurs ainsi qu'à l'explosion d'espèces indigènes qui étaient, au préalable, contrôlées.

Les migrations des ravageurs sont des phénomènes importants pour les agriculteurs qu'il faut prendre en compte. Dans ces migrations, les peuples fondateurs jouent un rôle prédominant.

En effet, les migrations sont effectuées par des peuples colonisateurs de petites tailles. Ainsi, l'invasion ne peut avoir lieu que si l'immigration est suffisante pour permettre à la population de survivre dans le nouveau milieu.

Ainsi, la corrélation positive pouvant exister alors entre la densité de population et le taux de reproduction, caractérisée par le nom d'**effet Allee** pourrait jouer un rôle important dans l'échec de l'invasion d'un milieu.

Dans un premier temps, nous mettrons en avant les phénomènes biologiques nous amenant à la modélisation.

Puis, nous rappellerons l'évolution des différents modèles qui ont permis à certains phénomènes d'être mieux compris, en temps continu ainsi qu'en temps discret. Les modèles de Malthus, de Verhulst et avec effet Allee seront ainsi explicités.

Enfin, nous construirons nos modèles en temps semi-discret, afin de considérer la migration saisonnière des espèces étudiées. Une étude complète sur un seul patch sera, en premier lieu, réalisée puis généralisée sur plusieurs patches, à l'aide de simulations.

1 Les invasions biologiques

1.1 Les espèces invasives

Afin de comprendre la notion de population invasive, il est nécessaire de savoir que les équilibres entre les espèces au sein des écosystèmes sont relativement bien établis. Encadrés par des barrières naturelles géographiques telles que les montagnes ou les océans, les différents biotes³ existants sont très compartimentés, favorisant le maintien de ces équilibres.

Avec la séparation et la collision des continents, le recul des océans et les changements climatiques, les espèces ont pu se propager dans de nouveaux milieux. Cependant, ces changements lents ont été accéléré par l'Homme, de façon volontaire (introduction à visée domestique de l'abeille) ou non (introduction de cafards, amenés par les navires).

De manière générale, ces insertions se font en petits effectifs, sensibles à l'extinction. Le caractère invasif de l'espèce apparaît alors lors de leur développement subséquent.

L'invasion d'une zone est caractérisée par trois phases successives : **l'arrivée** de l'espèce allochtone en dehors de sa région native, **l'établissement**, période critique, considéré réussi lorsque le taux de croissance de la population atteint un niveau tel que l'extinction devient improbable et, enfin, **la propagation**, l'expansion de cette espèce à de nouvelles zones.

La plupart du temps, l'espèce n'arrive pas à s'établir, en raison de conditions environnementales non favorables et son introduction passe inaperçue. Mais, dans le cas où l'établissement est une réussite, de nombreux problèmes se posent alors. La nouvelle espèce est libre d'exploiter les ressources des niches, entraînant la disparition d'autres espèces ou des conséquences économiques désastreuses en s'attaquant à des cultures.

Parmi les populations invasives, les insectes sont légion. Pouvant être indigènes et ne répondant pas ainsi de manière précise aux caractères d'espèces invasives, certains insectes sont connus pour les nombreux dégâts causés au monde agricole et à la végétation en général. Ils sont alors appelés **insectes ravageurs**, nuisibles pour les cultures agricoles.

Le concept de ravageurs est donc très anthropocentré, ces insectes étant naturellement présents dans l'environnement. Leur densité dépend des ressources disponibles, les cultures humaines entraînent leur prolifération, les rendant invasives.

Nous allons nous intéresser plus particulièrement aux ravageurs des **plants de coton** d'Afrique.

1.2 La production de coton, l'or blanc d'Afrique



Fig 2 - Capsules en fibres, dites de coton
©ventes-responsables.com

Le cotonnier est un nom vernaculaire désignant des plantes produisant du coton, à l'instar de celles des espèces *Gossypium*, poussant dans des régions sub-tropicales à tropicales et dont les fruits sont des capsules fibreuses protégeant les graines.

Etant donné qu'il existe de nombreuses variétés de cotonniers, s'adaptant à des conditions climatiques très variables, nous retrouvons sa culture dans tous les continents, notamment en Amérique, en Asie et en Afrique.

³Une biote d'un lieu représente sa faune et sa flore.

La production de coton représentant une part considérable de l'économie africaine, il est important de trouver des solutions convenant à la fois aux petits producteurs et aux grandes entreprises.

En raison d'une géographie africaine très contrastée, les champs de cotonniers sont très régionalisés et représentent un paysage très fragmenté.

En effet, les plantations sont de petites tailles et en nombre important, appartenant à de petits exploitants.



Fig 3 - Répartition de la production de coton en Afrique en 2009 ©afriqueavenir.org

1.3 De nombreux nuisibles

Plus de 500 insectes et animaux divers sont recensés sur le continent africain comme nuisibles aux cotonniers.

- Des **pucerons**, *Aphis gossypii*, tendent à réduire la qualité des cotons produits, les rendant “collants” avec leurs sécrétions de miellats⁴. Cependant, malgré la détérioration des fibres et l'affaiblissement de la plante lors du prélèvement de sève par le puceron, les plants ne sont pas détruits.
- Différentes espèces de **lépidoptères** sévissent en Afrique et ravagent les récoltes. Les adultes représentent un problème par leur migration importante mais les ravages sont effectués par les larves, dès les premiers stades de développement.
 - *Helicoverpa armigera* est polyphage,
 - *Spodoptera littoralis* est polyphage,
 - *Diparopsis castanea* est spécifique du coton africain.

1.3.1 Les techniques de lutte

Les pesticides étaient jusqu'à présent une solution efficace contre les insectes, mais ils ont trouvé rapidement leurs limites. En effet, le traitement aux insecticides des plants doit être répété pour être efficace et représente alors un impact environnemental et sanitaire considérable.

De plus, leur utilisation devient de plus en plus controversée, en raison des impacts néfastes sur l'environnement et il devient urgent de trouver des solutions plus durables.

Face à la nécessité grandissante des agriculteurs, certains pays d'Afrique comme le Burkina-Faso et le Zimbabwe ont permis la mise en culture de **plants de cotons génétiquement modifiés**. Un gène issu de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (“Bt”) a été transféré au génome des cotonniers, leur permettant ainsi la production d'une toxine spécifique à certaines larves.

Étant synthétisée par la plante, la toxine est ainsi protégée des facteurs climatiques ce qui lui confère une efficacité plus longue que celle des insecticides.

⁴Le miellat est un liquide épais et visqueux, constitué par les excréments liquides des pucerons.

Afin de limiter davantage l'utilisation de produits chimiques, des techniques de lutte biologique ont été expérimentées mais n'ont pas eu les effets escomptés. En effet, des **parasitoïdes**, tels que des hyménoptères, des guêpes qui pondent leurs œufs dans les larves de lépidoptères, ont été introduits dans les cultures mais leur développement reste très difficile dans ces milieux [22].

Une autre technique de lutte biologique correspond à la stratégie du “**push-pull**” qui consiste à cultiver des plantes attirant les insectes d'intérêts, qui sont alors détournés des cultures.

Cependant, cette technique requiert une grande diplomatie et des aspirations économiques, les petits exploitants ne comprenant pas pourquoi ils devraient travailler sur d'autres cultures, réduisant leur parcelle exploitable, afin de protéger celle qui les fait survivre, s'il n'y a pas d'enjeux financiers.

En Afrique, une plante appelée *Jatropha curcas* a fait son apparition et est vite devenue “l'or vert du désert” grâce à sa production d'huile utilisée comme agrocarburant. Elle semblerait attirer aussi certaines espèces d'insectes et pourrait donc représenter un bon compromis entre efficacité et intérêt économique dans un avenir proche.

Cependant, la théorie de la **reine rouge** [23] s'applique ici. La co-évolution antagoniste continue : certains ravageurs développent des résistances aux pesticides [1], d'autres aux plants OGM [11]. Ces derniers font aussi face à l'arrivée d'autres insectes comme les punaises [15], profitant des ressources libérées. Il devient nécessaire de trouver la prochaine solution.

1.3.2 Les lépidoptères, ravageurs cibles

Les lépidoptères sont considérés comme les ravageurs les plus dangereux en raison de leur importante propagation. Les larves sont responsables des dégâts directs infligés à la plante et les adultes ailés des migrations.

Les adultes, ou imago, se reproduisent de manière sexuée et pondent des œufs à proximité des plantes hôtes. Les œufs se développent alors en larve et passent par plusieurs stades durant lesquels leur forme et leur taille varient.

Dès les stades les plus précoces de cette étape larvaire, les lépidoptères vont se nourrir de leur plante hôte de telle manière qu'ils en rendent l'exploitation impossible.

Arrive alors le stade pupal, durant lequel les larves peuvent entrer en “diapause chaude” [19] afin de survivre à des conditions environnementales défavorables. Cette opération se traduit par une diminution de leurs activités métaboliques.

Après être passé par le stade nymphal, elles peuvent alors émerger sous leur forme adulte, dotée d'ailes, et migrer vers des parcelles aux ressources satisfaisantes.

La migration est un problème très important. En effet, certains lépidoptères ont un cycle de développement d'environ un mois contre quelques mois pour le cotonnier, ce qui engendre plusieurs générations de lépidoptères par cycle de cotonnier. Les nouvelles générations de lépidoptères se voient donc obligées de migrer dans des milieux encore intacts.

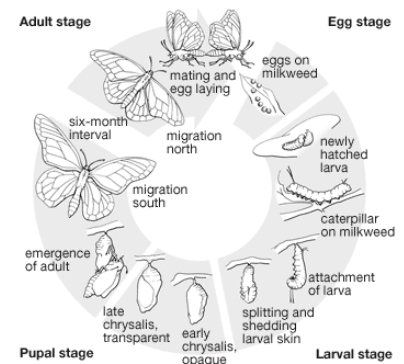


Fig 4 - Cycle de vie d'un lépidoptère
© 2008 Encyclopædia Britannica, Inc.
©britannica.com



Fig 5 - Dégâts infligés à une capsule de coton ©Nigel Cattlin/Visuals Unlimited Inc

1.4 Les milieux fragmentés

Selon les préférences de l'espèce, le milieu dans lequel elle évolue lui apparaîtra différemment. En effet, une espèce polyphage, pouvant se nourrir de n'importe quelle plante, verra son espace comme un *continuum*. En revanche, une espèce monophage, devant migrer à la recherche de sa ressource spécifique, le verra comme fragmenté.

En effet, l'hétérogénéité spatiale est due à la fois à des facteurs stochastiques et à l'influence de l'Homme. Des barrières géographiques naturelles peuvent en être la cause, chaînes de montagnes, océans, forêts..., mais aussi artificielles : champs épars de différentes cultures...

Ainsi, les espèces spécifiques du coton possèdent une migration discrète et se propagent dans un espace non homogène, de **“patch” à “patch”**.

Que les espèces invasives soient indigènes ou non, leur vélocité et leur comportement migratoire peuvent, dans certains cas, être caractérisés comme discrets, comme impulsionnels. Il est donc intéressant de considérer des phénomènes migratoires saisonniers dans une dynamique continue.

Ces migrations pulsées amènent alors à se demander si les peuples fondateurs, généralement de petite taille, sont suffisants pour envahir une zone peu habituelle ou s'il est nécessaire d'avoir de nouvelles arrivées pour contribuer à cet envahissement.

Est-ce que le flux migratoire permet la réussite de l'invasion ? Existe-t-il un seuil de densité de population à partir duquel une espèce invasive perdure ?

1.5 L'effet Allee dans les invasions biologiques

Face à de fortes baisses de population, la plupart des espèces contrecarre cette perte importante en privilégiant des mécanismes qui vont tendre à une augmentation de la densité, comme la reproduction ou la survie, voire en limitant les mécanismes favorisant la mortalité tel que la compétition intra-spécifique [3].

Cependant, certaines observations du professeur Warder Clyde Allee, en 1931, laissent à penser qu'il existe, chez certaines espèces, un seuil de densité ou de taille de population en dessous duquel il existe une **corrélation positive entre fitness individuelle et densité** [2]. En d'autres termes, plus la population est petite, plus son taux de reproduction *per capita* est faible.

Ces populations de petite taille ou faible densité subissent de manière répétitive des décroissances de population, les entraînant dans une spirale dont l'issue reste, la plupart du temps, l'extinction.

Écologiste et zoologiste de renom, le Professeur Allee fut l'un des premiers scientifiques à s'intéresser aux raisons pour lesquelles certaines espèces animales adoptaient des stratégies de coopération, préférant la vie en groupe à une vie solitaire, afin d'améliorer leur survie.

Préférant le terme de **“proto-coopération”** en raison du fait que les animaux ne semblent pas conscients de tels bénéfices, le professeur Allee multiplia les expériences afin d'établir un mécanisme responsable de cette étape initiale dans l'évolution de la société.

Ainsi, il émit l'hypothèse que des individus pouvaient tirer des bénéfices d'une augmentation du nombre de conspécifiques et qu'il existait un seuil à partir duquel les avantages dus au groupe n'étaient plus suffisants pour échapper à l'extinction.

Observé il y a longtemps dans une thématique plus comportementale qu'écologique, le nom d'**effet Allee** fut attribué à ce phénomène.

L'existence d'un effet Allee devient crucial dans le cas des espèces invasives, permettant ainsi de focaliser les efforts sur le déplacement de ce seuil vers une plus grande valeur ou en dessous de ce seuil pour enranger la spirale auto-destructrice.

1.5.1 Effet Allee fort et faible

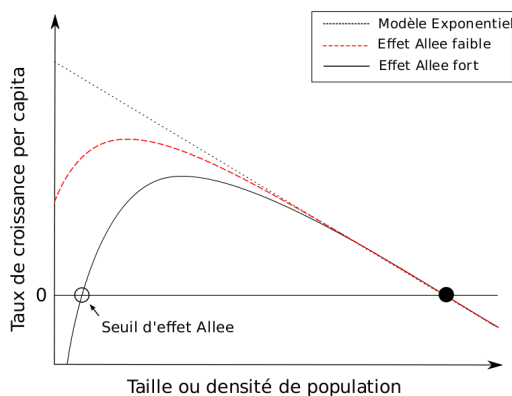


Fig 6 - Différence entre effet Allee fort et faible : existence ou non d'un seuil d'extinction

La démonstration de l'existence d'un seuil, en dessous duquel une population n'est pas viable, est une condition **suffisante** pour établir le caractère Allee à une population mais pas nécessaire.

Cependant, il est possible d'observer une diminution du taux de croissance dans le cas de faible densité mais que celui-ci conserve sa positivité.

La distinction se fait alors dans la caractérisation de l'effet : un effet **Allee fort** admet la présence d'un seuil contrairement à un effet **Allee faible**.

1.5.2 "Range pinning"

La vitesse de propagation d'une espèce invasive dépend de nombreux facteurs, notamment de la présence de stochasticité, environnementale ou démographique, ainsi que d'effets Allee.

Plusieurs phénomènes lors d'une invasion peuvent être dus à l'effet Allee. En effet, une vitesse d'invasion nulle, phénomène appelé "**range pinning**" [8], peut découler de l'existence d'un effet Allee dans un espace discret, divisé en patches équivalents [9].

Ce phénomène fut étudié à l'origine dans le cadre, purement théorique, des équations de réaction-diffusion en temps discret par le physicien Fáth [8].

1.5.3 Différentes causes

Il existe de nombreuses raisons pour lesquelles une population présenterait un effet Allee. Celles-ci peuvent être d'**origine naturelle** (un sex-ratio déséquilibré, une perte d'avantage face aux prédateurs...) mais aussi **anthropogéniques** (collection d'espèces rares).

Un effet Allee a été caractérisé chez quelques espèces, à la fois animales et végétales.

En effet, le lycaon (*Lycaon pictus*), chien sauvage d'Afrique subsaharienne, souffre de la nécessité d'avoir à la fois des candidats à la chasse et d'autres au poste de nourrice, diminuant les effectifs et les rendant plus vulnérables. Chez les végétaux, les figuiers (*Ficus sp.*) souffrent de l'absence de pollinisateurs pour se reproduire, lorsqu'ils sont implantés dans des milieux dispersés et isolés.

De nombreuses études ont été réalisées sur le Bombyx Disparate (*Lymantria dispar*), un lépidoptère invasif des forêts dont la dispersion est stratifiée, c'est-à-dire qu'il se propage en alternant courtes et longues distances. Un effet Allee a été ainsi observé chez cette espèce [21] et serait responsable de l'échec de certaines tentatives d'invasions observées.

1.6 Synthèse

L'effet Allee a été caractérisé chez certaines espèces mais non sans difficultés. Les causes étant nombreuses, la mise en évidence par l'expérimentation reste difficile, impliquant de nombreux paramètres. Les données concluantes restent rares.

La modélisation se présente alors comme un outil nécessaire et salvateur quant à la détermination des paramètres jouant un rôle déterminant. Depuis 50 ans, des modèles simples ont prouvé leur pertinence biologique dans la littérature et ont permis d'aborder des problèmes biologiques de manière plus adéquate.

L'identification des mécanismes biologiques des espèces étudiées permet une restriction de l'expérimentation non négligeable, celle-ci s'avérant souvent longue et coûteuse. Cela permet aussi de comprendre ce qui cause les phénomènes observés biologiquement.

C'est pourquoi nous allons nous intéresser aux paramètres causant l'arrêt de l'invasion lorsque les ravageurs présentent une migration saisonnière dans un environnement fragmenté.

Ce caractère saisonnier de la migration va jouer un rôle capital dans notre analyse. En effet, des études portant sur une migration continue dans un espace discrétisé ont déjà été réalisées [9] et ont permis d'établir des conditions d'arrêt de la propagation.

Un comportement saisonnier implique la séparation de la dynamique en deux processus : un continu sur une certaine période de temps puis un processus discret se traduisant sous la forme d'une impulsion. Les modèles prenant en compte ce comportement seront ainsi en temps **semi-discret**.

Pour cela, nous allons observer les différences entre ces deux types de dynamique, semi-discrète et continue, en tenant compte des différents processus de la migration : l'immigration constante d'individus ainsi que l'émigration densité-dépendante.

Dans un premier temps, nous rappellerons l'évolution des modèles au cours de l'histoire, leur complexification dans l'objectif de les rendre plus réels. Puis, dans un second temps, nous réaliserons l'étude complète, sur un seul patch, de nos différents modèles semi-discrets. Nous généraliserons, ensuite, à plusieurs patches, à l'aide de simulations.

2 Historique des modèles

2.1 L'évolution des modèles

Les modèles à une seule espèce tentent de décrire l'évolution au cours du temps des effectifs d'une population de manière plus ou moins réaliste.

Soit $x(t)$ la densité de la population étudiée au temps t . La vitesse de variation de x est alors explicitée par :

$$\frac{dx(t)}{dt} = \text{naissance} - \text{mort} + \text{immigration} - \text{émigration}$$

Dans la suite de ce rapport, nous utiliserons la notation classique \dot{x} pour exprimer cette vitesse de variation.

Un des premiers modèles proposés fut le modèle exponentiel en temps continu de Malthus, à la fin du 17^{ème} siècle. Ce modèle, assez éloigné de la réalité, ne considérait pas de migration mais une infinité de ressources et d'espace avec comme unique paramètre le taux de croissance intrinsèque de la population, r . Il s'écrit sous la forme suivante :

$$\dot{x}(t) = rx(t) \quad (1)$$

Cependant, il a vite montré ses limites. Verhulst, en 1836, décida de lui ajouter un processus de densité-dépendance, auto-limitatif, par la présence d'un terme de capacité de charge maximale.

$$\dot{x}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) \quad (2)$$

Lui attribuant le nom de "logistique", Verhulst permit de mieux décrire la réalité avec ce modèle. En effet, il a pu estimer la taille de la population de la France à 40 millions en 1930, sachant qu'elle était de 41,5 millions en 1931 [24].

L'effet Allee a ensuite été ajouté au modèle logistique en temps continu afin de traduire la corrélation positive entre fitness individuelle et densité de population que présentent certaines espèces pour de faibles effectifs. Un terme de capacité seuil d'effet Allee, K_a a ainsi été mis en place.

$$\dot{x}(t) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) \quad (3)$$

Parmi les modèles en temps continu existants, certains ont pu trouver leur équivalent et leur intérêt en temps discret. Ainsi, deux modèles logistiques existent. Le premier, proposé par Verhulst, en temps continu conduit à une équation différentielle simple dont les solutions sont facilement interprétables.

En revanche, le second modèle, écrit par Robert May [18] en 1976, en temps discret fait apparaître des comportements singuliers pour des valeurs particulières du paramètre r , notamment des comportements chaotiques.

Les modèles en temps discret s'appliquent généralement à des populations où les générations ne se chevauchent pas, ce qui est le cas de nombreux insectes ou de plantes annuelles. Ils sont souvent utilisés aussi pour les populations dont le rythme est saisonnier. Eskola et Parvinen [7] ont ainsi étudié des modèles en temps discret, afin de caractériser les saisons, qui incluent l'effet Allee.

Nous allons nous intéresser dans la suite de ce rapport à l'existence des équilibres et à leur stabilité pour différents modèles. Pour cela, nous avons à notre disposition de propriétés mathématiques, qui permettent de statuer sur la stabilité locale d'un équilibre, en temps continu et en temps discret. Ces rappels mathématiques sont disponibles à l'annexe A.

2.2 Le modèle logistique de Verhulst

2.2.1 En temps continu

Le temps est continu, $t \in \mathbb{R}$ et notre fonction $x(t)$ est à valeurs réelles. Le modèle logistique s'écrit de la façon suivante :

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) \quad \text{avec} \quad \begin{cases} x : \text{densité de la population, } x > 0 \\ r : \text{taux de croissance intrinsèque, } r > 0 \\ K : \text{capacité limite du milieu, } K > 0 \end{cases}$$

La solution explicite est alors la suivante :

$$\begin{cases} x(t) = \frac{x_0 K}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}} \\ x(0) = x_0 \end{cases}$$

Nous obtenons deux équilibres : $x_1^* = 0$ et $x_2^* = K$.

Un équilibre est localement stable si et seulement si $\frac{df}{dx}|_{x_{1,2}^*} < 0$.

$$- \frac{df}{dx}|_{x_1^*} = r \iff 0 \text{ est instable.}$$

$$- \frac{df}{dx}|_{x_2^*} = -r \iff K \text{ est localement stable.}$$

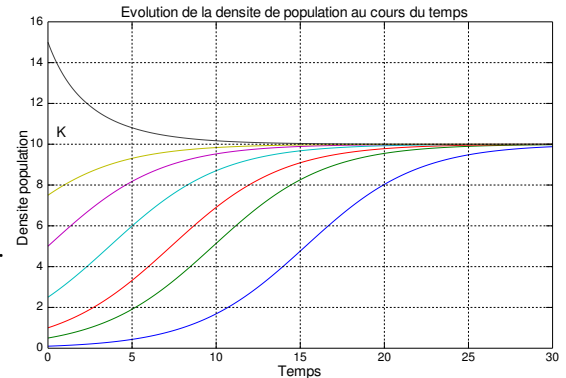


Fig 7 - Différentes trajectoires selon la condition initiale

Étant en une dimension et ayant prouvé la stabilité locale, nous pouvons affirmer la stabilité globale de K . Ainsi, les différentes solutions, indépendamment de la condition initiale, convergent toutes vers la capacité maximale du milieu.

2.2.2 En temps discret

Le modèle équivalent à la croissance logistique est la **suite logistique** dont la récurrence est non linéaire. Le temps est discret, $n \in \mathbb{N}$, n désignant un nombre de minutes, heures ou d'années et la suite x_n est à valeurs réelles.

Soit le modèle :

$$x_{n+1} = f(x_n) = rx_n(1 - x_n) \quad \text{avec} \quad \begin{cases} x : \text{densité de la population, } x > 0 \\ r : \text{taux de croissance intrinsèque, } r > 0 \end{cases}$$

Nous avons deux points fixes : $x_1^* = 0$ et $x_2^* = (1 - \frac{1}{r})$.

Un point fixe est localement stable si et seulement si $|\frac{df}{dx}|_{x_{1,2}^*}| < 1$.

$$- \left| \frac{df}{dx} \right|_{x_1^*} = r \iff 0 \text{ est localement stable si } r < 1.$$

$$- \left| \frac{df}{dx} \right|_{x_2^*} = 2-r \iff x_2^* \text{ est localement stable si } 1 < r < 3.$$

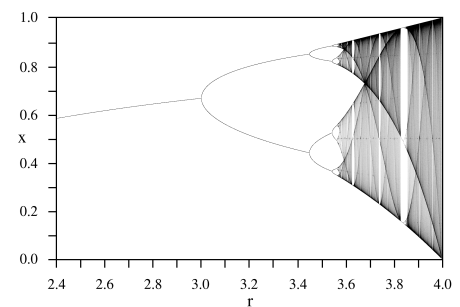


Fig 8 - Diagramme de bifurcation en fonction de r ©wikipedia

Lorsque $r > 3$, nous observons des oscillations de période 2 puis un comportement chaotique lorsque r augmente encore. Selon la valeur du taux de croissance intrinsèque de la population, celle-ci admet des comportements différents.

2.3 Le modèle Allee

Le modèle Allee permet d'améliorer l'adéquation de la théorie aux observations pour les populations dont le taux de croissance diminue à faible densité, en ajoutant une capacité seuil intermédiaire K_a .

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) \quad \text{avec} \quad \begin{cases} x : \text{densité de la population, } x > 0 \\ r : \text{taux de croissance intrinsèque, } r > 0 \\ K : \text{capacité limite du milieu, } K > 0 \\ K_a : \text{capacité seuil de l'effet Allee, } K_a > 0 \end{cases}$$

Nous obtenons trois équilibres : $x_1^* = 0$, $x_2^* = K$ et $x_3^* = K_a$.

Un équilibre est localement stable si et seulement si $\frac{df}{dx}|_{x_i^*} < 0$.

- $\frac{df}{dx}|_{x_1^*} = -r \iff 0$ est localement stable.
- $\frac{df}{dx}|_{x_2^*} = r\left(1 - \frac{K}{K_a}\right) \iff K$ est localement stable si $K_a < K$.
- $\frac{df}{dx}|_{x_3^*} = r\left(1 - \frac{K_a}{K}\right) \iff K_a$ est localement stable si $K_a > K$.

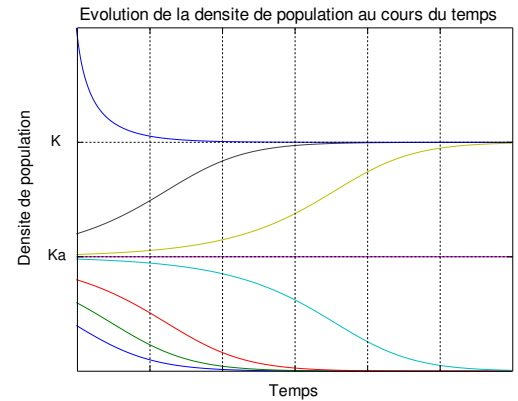


Fig 9 - Différentes trajectoires selon la condition initiale

Dans le cas biologique d'intérêt où $K_a < K$, nous avons deux bassins d'attraction, pour $x=0$ et $x=K$.

Ainsi, selon les conditions initiales, les solutions vont converger vers l'un de ces équilibres stables : en dessous du seuil, l'extinction est sans appel, au dessus, la population atteint la capacité limite du milieu.

Afin d'obtenir une représentation des trois modèles en temps continu, nous traçons l'évolution du taux de croissance *per capita* en fonction de la taille de la population dans le cas **exponentiel**, **logistique** et avec **effet Allee**.

\dot{x} représente le taux de croissance de l'effectif x de la population avec le temps t . Ainsi, le taux de croissance moyen par individu correspond à $\frac{\dot{x}}{x}$.

Nous traçons donc :

$$\frac{\dot{x}}{x} = r \quad \frac{\dot{x}}{x} = r\left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad \frac{\dot{x}}{x} = r\left(1 - \frac{x}{K}\right)\left(\frac{x}{K_a} - 1\right)$$

Dans le cas du modèle Allee, le taux est faible pour de faibles et hautes densités et se trouve maximal pour des densités moyennes, ce qui illustre bien la corrélation positive entre fitness individuelle et densité de population pour de petites populations, caractéristique de l'effet Allee.

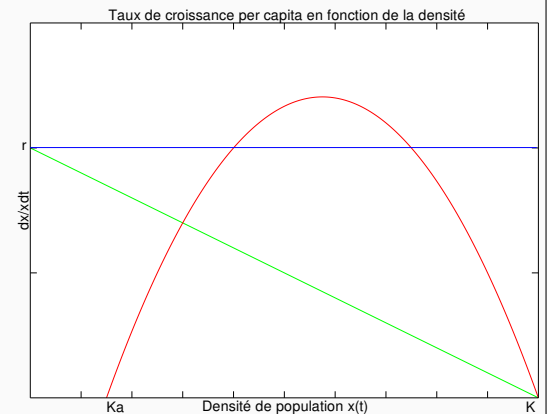


Fig 10 - Evolution du taux de croissance *per capita* pour différents types de croissance

Dans certains cas, nous émettrons l'hypothèse que les ressources du milieu sont très importantes, c'est-à-dire que la capacité limite du milieu K est très grande par rapport à la capacité seuil de l'effet Allee K_a . Cette hypothèse de modélisation nous permet d'obtenir l'approximation suivante :

$$\dot{x}(t) = f(x(t)) = rx(t)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) \quad (4)$$

Dans la suite de ce rapport, ce type de modèle sera appelé “**logistique inversée**”.

3 Modèles semi-discrets

3.1 Définition

Pour la plupart des espèces, une dynamique continue convient bien pour décrire l'évolution de la population au cours du temps. En revanche, certaines ont des comportements saisonniers tels qu'un modèle discret paraît plus adapté.

Mais qu'en est-il des populations dont la dynamique est continue pendant une certaine période et qui va, à un instant, subir un phénomène ponctuel, une impulsion, tel que la migration ?

La solution réside dans un juste milieu entre le continu et le discret, le **semi-discret** ou modèles à base d'équations différentielles ordinaires impulsives.

Le formalisme est le suivant :

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t)) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = g(x(kT)) & k \in \mathbb{N} \end{cases}$$

La notation $(+)$ signifie après impulsion.

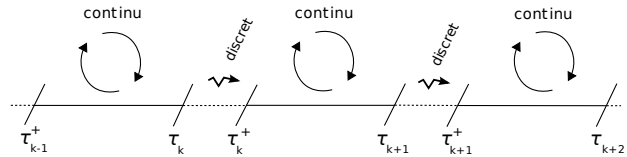


Fig 11 - Représentation d'un modèle semi-discret ©[16]

D'un point de vue mathématique, étudier un modèle semi-discret revient à diviser son travail en deux parties.

Premièrement, il faut réaliser l'analyse de l'équation **en continu sur la période T** , qui passe par le calcul de la solution explicite et éventuellement des équilibres et de leur stabilité. Nous avons ainsi notre dynamique avant impulsion.

Puis, afin d'obtenir notre dynamique après impulsion (ici, la migration), il faut effectuer une étude de l'**équation discrète au temps T** , en ayant injecté la solution du processus continu dans le modèle. Les équilibres du modèle semi-discret seront alors les points fixes de la suite qui associe l'état au temps t à celui au temps $(t + T)$.

Un modèle en temps semi-discret est caractérisé par des cycles, composés d'un processus continu suivi d'un processus impulsif. Ceux-ci peuvent être résumés de la manière suivante :

Après avoir réalisé sa dynamique en temps continu sur une période T , passant de x_0^+ , condition initiale après impulsion, à x_T , le système passe ensuite à sa partie impulsif, l'amenant de x_T à x_T^+ (figure 12).

x_T^+ correspond ainsi à $g(x_T)$. Selon les propriétés de g , x_T^+ peut être supérieur ou inférieur à x_T .

Le système recommence alors un cycle, prenant x_T^+ comme condition initiale pour le processus continu.

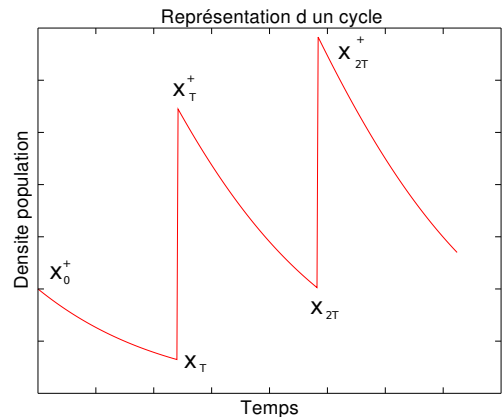


Fig 12 - Représentation de plusieurs cycles

Nous allons donc chercher à obtenir la correspondance entre les deux types de formalismes, en temps continu et en temps semi-discret, afin de pouvoir comparer les deux, correspondant à des migrations continues ou saisonnières.

Dans un premier temps, une étude complète sera réalisée sur un seul patch, prenant en compte les différentes formes de migrations intervenant sur celui-ci : immigration constante, émigration densité-dépendante et la prise en compte des deux.

4 Étude sur un patch

4.1 Immigration constante

Le modèle semi-discret avec effet Allee prenant en compte une immigration constante d'individus (5) a été étudié sur un patch par Mailleret et Lemesle [16]. Il correspond au modèle en temps continu avec immigration constante (6) .

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t)) = rx(t)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = x(kT) + \sigma T & k \in \mathbb{N} \end{cases} \quad (5) \quad \text{avec} \quad \begin{cases} x : \text{densité de la population, } K_a > x > 0 \\ r : \text{taux de croissance intrinsèque, } r > 0 \\ K_a : \text{capacité seuil de l'effet Allee, } K_a > 0 \\ \sigma : \text{constante d'immigration, } \sigma > 0 \end{cases}$$

$$\dot{x}(t) = rx(t)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) + \sigma \quad (6)$$

Nous considérons ainsi qu'à chaque instant, σ individus arrivent dans le patch en continu et que donc, sur une période T , σT individus sont arrivés dans le patch.

Dans le système semi-discret, nous n'avons plus une immigration répartie de manière homogène mais une immigration ponctuelle, à un instant. Ainsi, σT individus arrivent à chaque instant kT (par exemple chaque printemps).

Dans un premier temps, l'équation en **temps continu** a été résolue, par séparation des variables et intégration, comme expliqué à l'annexe B.

Nous avons alors obtenu la solution explicite suivante : $x(t) = \frac{x_0 K_a e^{(-rt)}}{K_a - x_0(1 - e^{(-rt)})}$.

Mathématiquement, nous considérons que les impulsions se réalisent toutes les T périodes. Nous intégrons ainsi notre équation différentielle en temps continu pour t compris entre deux impulsions, soit $t \in (kT, (k+1)T)$. Ce qui nous amène au résultat avant impulsion :

$$x((k+1)T) = \frac{x(kT)K_a e^{(-rT)}}{K_a - x(kT)(1 - e^{(-rT)})}$$

Après l'impulsion, nous sommes en T^+ et nous avons alors l'équation :

$$x((k+1)T^+) = \frac{x(kT^+)K_a e^{(-rT)}}{K_a - x(kT^+)(1 - e^{(-rT)})} + \sigma T$$

Nous avons donc intégré la solution explicite en temps continu à notre équation discrète.

Nous avons alors un modèle en temps discret et la recherche des équilibres w revient à résoudre l'équation $w = \frac{wK_a e^{(-rT)}}{K_a - w(1 - e^{(-rT)})} + \sigma T$.

En effet, si après un cycle, une partie continue et une partie impulsioneille, nous retombons à un effectif égal à l'effectif avant la réalisation du cycle, nous sommes en présence d'un équilibre.

L'idée de départ consistait à regarder s'il existait une valeur seuil de la constante d'immigration σ telle que, au-delà, l'invasion soit un succès et en dessous, un échec : le flux migratoire ne serait pas suffisant pour pallier à l'effet Allee.

Mailleret et Lemesle [16] ont montré que l'immigration saisonnière pouvait favoriser l'explosion du patch. Dans le cas d'espèces invasives au rythme de vie saisonnier, cette information s'avère donc capitale pour provoquer l'arrêt de l'invasion.

4.2 Émigration densité-dépendante

L'étude analytique est possible dans le cas de l'immigration constante mais apparaît plus difficile dans le cas d'une émigration dépendante de la densité de la population.

Afin d'étudier ce phénomène, nous allons réaliser une étude *géométrique* des différents modèles – logistique, logistique inversée et Allee – en continu.

Étant donné que nous nous intéressons principalement au modèle Allee, les études géométriques des autres modèles se situeront à l'annexe C. Les études analytiques de ces modèles, permettant de retrouver, par d'autres moyens, nos résultats sont consultables à l'annexe D.

4.2.1 En temps continu

L'étude géométrique consiste à regarder ce qui se passe graphiquement, uniquement en fonction des propriétés de la fonction f lorsque l'on ajoute de l'émigration.

Notre modèle en temps continu s'écrit sous la forme $\dot{x}(t) = f(x(t)) - px(t)$. Nous observons donc les courbes d'équation $y = f(x)$ et $y = px$.

Nous souhaitons obtenir les points d'équilibre de l'équation précédente. Nous cherchons donc les points tels que $\dot{x}(t) = 0$, c'est-à-dire, ceux pour lesquels $f(x) = px$. Les points d'équilibre correspondent donc aux **points d'intersections des deux courbes**.

La stabilité s'observe en regardant le signe de $\dot{x}(t)$. En effet, à droite de l'équilibre, nous convergerons vers celui-ci si $\dot{x}(t) < 0$, soit $f(x(t)) < px(t)$. À l'inverse, à gauche de l'équilibre, nous devons avoir $\dot{x}(t) > 0$, soit $f(x(t)) > px(t)$.

Ainsi, la **position relative des courbes** entre elles permet de statuer sur la stabilité locale du point d'intersection : si f est au dessus de px à gauche et inversement à droite de l'équilibre, alors celui-ci est localement stable.

Soit f la fonction dont nous connaissons les propriétés géométriques suivantes :

- f strictement **convexe** $\forall x \in]0, x_i[$, avec $x_i > 0$, point d'inflexion, $\iff f''(x) > 0 \forall x \in]0, x_i[$,
- f strictement **concave** $\forall x \in]x_i, +\infty[\iff f''(x) < 0 \forall x \in]x_i, +\infty[$,
- f s'annule en $x_1 = 0$ et $\exists w_1 \in]0, x_i[$ et $w_2 \in]x_i, +\infty[$ | $\frac{df}{dx}|_{w_1} = \frac{df}{dx}|_{w_2} = 0$.

Alors,

- f est strictement décroissante sur $]0, w_1[\cup]w_2, +\infty[$,
- f est strictement croissante sur $]w_1, w_2[$,
- et s'il existe $x_2 > 0$ tel que $f(x_2) = 0$ alors il existe $x_3 > x_2$ tel que $f(x_3) = 0$.

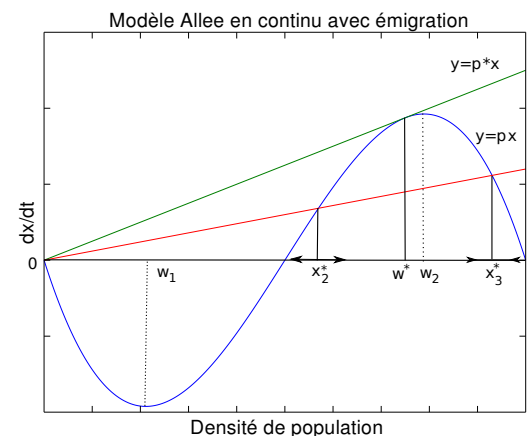


Fig 13 - Allee avec émigration

D'après les propriétés de f , $y = f(x)$ et $y = px$ possèdent **au maximum trois points d'intersection** donc au maximum trois équilibres dont l'existence dépend de la valeur de p .

$$\text{Soit } p^* \text{ tel que : } \begin{cases} p^* w^* = f(w^*) \\ p^* = \frac{df}{dx}|_{w^*} \end{cases}, w^* \neq 0$$

Alors,

- Si $p < p^*$, il existe trois équilibres $x_1^* = 0$ stable, x_2^* instable et x_3^* stable, tel que $x_2^* < x_3^*$ et $(x_2^*, x_3^*) \in [x_2, x_3]$,
- Si $p = p^*$, il existe seulement deux équilibres, $x_1^* = 0$ stable et x_2^* instable,
- Si $p > p^*$, $x^* = 0$ est le seul équilibre, stable.

Selon la valeur de p , le nombre d'équilibres change. Dans ce cas particulier, nous sommes en présence d'une **bifurcation selle-noeud**.

4.2.2 En temps semi-discret

Equivalence entre le continu et le semi-discret

Nous cherchons $g(p, T)$ telle que nous ayons une forme d'équivalence entre les modèles avec émigration en temps continu et semi-discret suivants :

$$\dot{x} = f(x) - px \text{ et } \begin{cases} \dot{x} = f(x) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = g(p, T)x(kT) \end{cases}$$

Comme dans la section 4.1, nous nous concentrons sur l'équivalence de la partie migration dans les modèles et ne tenons donc pas compte de la fonction de croissance f durant l'émigration.

En se focalisant exclusivement sur le phénomène migratoire, nous avons $\dot{x} = -px$. Après intégration par rapport au temps, nous avons la solution $x(t) = x(0)e^{-pt}$. Ainsi, pendant une période T en temps continu, $x(T) = x(0)e^{-pT}$ individus émigrent.

Nous pouvons alors considérer que l'émigration, traduite par le terme $g(p, T)$ est égale à e^{-pT} lors d'une impulsion : les phénomènes migratoires dans les modèles continu et semi-discret se traduisent par l'équation récurrente $x((k+1)T^+) = e^{-pT}x(kT)$.

Dans la suite de ce rapport, nous prendrons ainsi comme équivalent en semi-discret le modèle suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = e^{-pT}x(kT) & k \in \mathbb{N} \end{cases} \quad (7)$$

Dans l'étude géométrique du modèle continu Allee avec émigration, nous avons déterminé une valeur seuil p^* telle que le nombre d'équilibres variait. Nous pouvons alors nous demander si cette limite trouve son équivalence en semi-discret.

Plaçons nous à cette valeur seuil, p^* : $\dot{x} = f(x) - p^*x$ et $\begin{cases} \forall t \neq kT, & \dot{x} = f(x) \\ x(kT^+) = e^{-p^*T}x(kT) \end{cases}$

Par définition, $\dot{x} = f(x)$ est majoré par p^*x . Nous pouvons alors majorer $x(t)$ par $x_0 e^{p^*t}$.

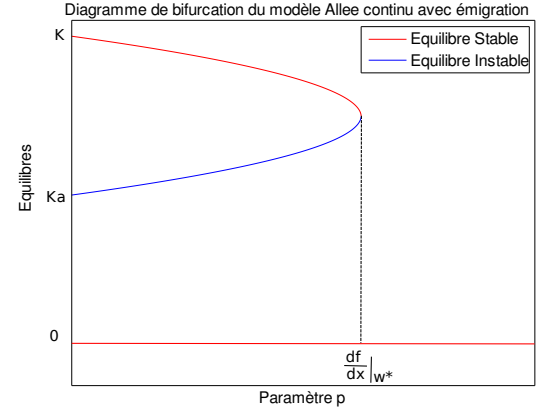


Fig 14 - Diagramme de bifurcation en fonction du paramètre p

Ainsi, nous avons :

$$x(T^+) < e^{p^*T} e^{-p^*T} x(0^+) = x(0^+)$$

A chaque période, nous observons une diminution de x , ce qui nous amène à l'extinction après un certain nombre d'impulsions.

Nous voyons ainsi que, pour la valeur seuil en continu, nous avons l'extinction de la population en semi-discret. Par simulations, nous avons trouvé qu'il existait une valeur seuil en semi-discret dépendante de la période T , appelée par la suite p_D^{T*} , inférieure à p^* .

Étude géométrique

Nous souhaitons montrer l'existence d'équilibres ainsi que leur stabilité du modèle (7).

Ce modèle est en fait équivalent à la succession temporelle de deux systèmes continus : $\dot{x} = f(x)$ pendant une période T , amenant l'état de la valeur notée x_0^+ à x_T , puis $\dot{x} = px$, amenant l'état x_T^+ à x_T . Pour avoir un équilibre, nous devons avoir $x_T^+ = x_0^+$, la même valeur après impulsions pour chaque cycle.

Pour cette étude géométrique, nous allons ainsi nous intéresser aux fonctions d'équation $y = f(x)$ et $y = px$.

Par définition, la vitesse d'évolution de $x(t)$ dépend de la valeur de sa dérivée en fonction du temps, soit $f(x)$ ou px selon le phénomène considéré. Si nous sommes en présence d'un équilibre, les solutions résultantes des équations différentielles $\dot{x} = f(x)$ et $\dot{x} = px$ doivent posséder les mêmes points de départ (x_0^+) et d'arrivée (x_T). Nous allons les analyser avec un point de départ commun.

La vitesse de l'une ne doit donc pas être supérieure à celle de l'autre de manière uniforme sur une période T au risque d'arriver plus rapidement au point final. La distance parcourue ne serait pas alors la même et les points d'arrivée seraient différents.

La seule possibilité pour que ces points soient identiques est que les vitesses soient égales, ou bien qu'il existe un échange de vitesse entre les deux solutions telles qu'il y ait parfaite compensation.

Une vitesse plus importante pour le phénomène de croissance, par exemple, se traduit par le fait que la courbe d'équation $y = f(x)$ voit ses valeurs être supérieures à celles de l'équation $y = px$. Ainsi, un échange de vitesse ne peut se réaliser que lorsqu'il y a échange de position relative entre les deux courbes, c'est-à-dire un **point d'intersection**. Nous allons donc nous intéresser plus particulièrement aux points d'intersections des deux courbes.

Ainsi, si nous sommes en présence d'un équilibre, les intégrales temporelles suivantes doivent être, par définition, égales :

$$\left\{ \begin{array}{l} \int_0^T f(x(s))ds \\ x(0) = x_0^+ \end{array} \right. \quad \text{et} \quad \left\{ \begin{array}{l} \int_0^T px(s)ds \\ x(0) = x_0^+ \end{array} \right.$$

Cependant, $x(t)$ possédant déjà une expression complexe, il serait plus intéressant de pouvoir comparer des intégrales sur l'état x , indépendamment du temps.

Proposition 1. $\left\{ \begin{array}{l} \int_0^T f(x(s))ds \\ x(0) = x_0^+ \end{array} \right. = \left\{ \begin{array}{l} \int_0^T px(s)ds \\ x(0) = x_0^+ \end{array} \right. \iff \int_{x_0^+}^{x_T} \frac{dx}{f(x)} = \int_{x_0^+}^{x_T} \frac{dx}{px} = T$

Preuve 1.

Si $\dot{x} = f(x)$, alors $\frac{dx}{f(x)} = dt$ et $\int_{x_0^+}^{x_T} \frac{dx}{f(x)} = \int_0^T dt = T$.

Si $\dot{x} = px$, alors $\frac{dx}{px} = dt$ et $\int_{x_0^+}^{x_T} \frac{dx}{px} = \int_0^T dt = T$.

Ainsi, pour une période T donnée, nous avons l'égalité : $\int_{x_0^+}^{x_T} \frac{dx}{f(x)} = \int_{x_0^+}^{x_T} \frac{dx}{px} = T$.

D'après la proposition 1 nous allons étudier les courbes d'équation $y = \frac{1}{f(x)}$ et $y = \frac{1}{px}$.

Par définition, leurs points d'intersections sont les mêmes que ceux de $f(x)$ avec px .

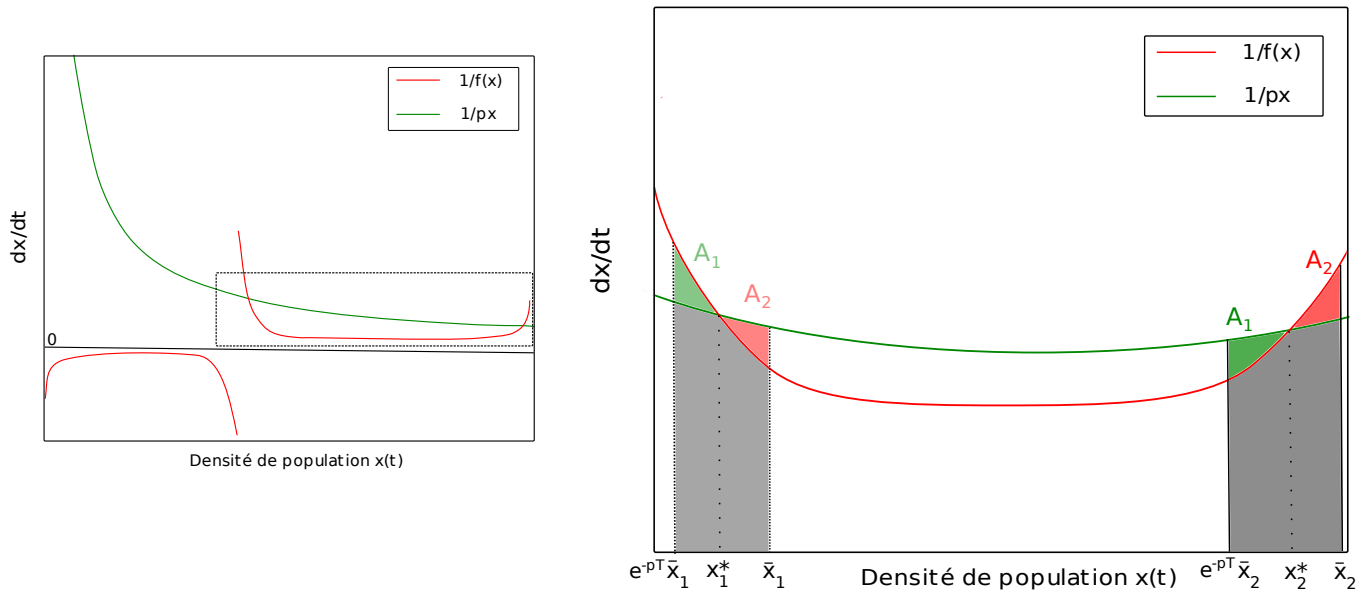


Fig 15 - Représentation des courbes $y = \frac{1}{f(x)}$ et $y = \frac{1}{px}$ avec, à droite, un zoom sur la partie encadrée.

x_1^* et x_2^* sont les équilibres non nuls de $\dot{x} = f(x) - px$ tels que x_1^* est instable et x_2^* localement stable.

Soient $A1$ l'aire coloriée en vert et $A2$ l'aire en rouge sur la figure 15 (à droite). Ces aires correspondent aux parties positives et négatives de la différence d'aire entre les courbes d'équation $y = \frac{1}{f(x)}$ et $y = \frac{1}{px}$ entre les bornes inférieure et supérieure respectives des deux équilibres soit $e^{-pT}\bar{x}_i$ et \bar{x}_i , avec $i=\{1,2\}$.

Proposition 2. Pour $p < p_D^{T*}$ et pour tout T suffisamment petit, il existe exactement deux solutions périodiques non triviales $x_1^p(t)$ et $x_2^p(t)$. Ces solutions oscillent respectivement sur les intervalles $[e^{-pT}\bar{x}_1, \bar{x}_1]$ et $[e^{-pT}\bar{x}_2, \bar{x}_2]$ tels que $e^{-pT}\bar{x}_1 < x_1^* < \bar{x}_1$ et $e^{-pT}\bar{x}_2 < x_2^* < \bar{x}_2$.

La preuve qui suit est effectuée pour la solution $x_2^p(t)$.

Preuve 2. Démontrons que, pour un T suffisamment petit donné, $\int_{e^{-pT}\bar{x}_2}^{\bar{x}_2} \frac{dx}{f(x)} = \int_{e^{-pT}\bar{x}_2}^{\bar{x}_2} \frac{dx}{px}$.

Soit la fonction H qui à w_2 associe $H(w_2)$ tel que $w_2 \mapsto \int_{e^{-pT}w_2}^{w_2} \frac{dx}{f(x)} - \int_{e^{-pT}w_2}^{w_2} \frac{dx}{px}$

Prenons $w_2 = x_2^*$ telle que l'aire A_2 est nulle.

Nous sommes alors dans le cas où $y = \frac{1}{px}$ se situe au dessus de $y = \frac{1}{f(x)}$ et nous pouvons écrire l'inégalité suivante :

$$H(x_2^*) = \int_{e^{-pT}x_2^*}^{x_2^*} \frac{dx}{f(x)} - \int_{e^{-pT}x_2^*}^{x_2^*} \frac{dx}{px} < 0. \quad (8)$$

est assurée tant que T vérifie $e^{-pT}x_2^* > x_1^*$. Ce qui est vrai pour T suffisamment petit.

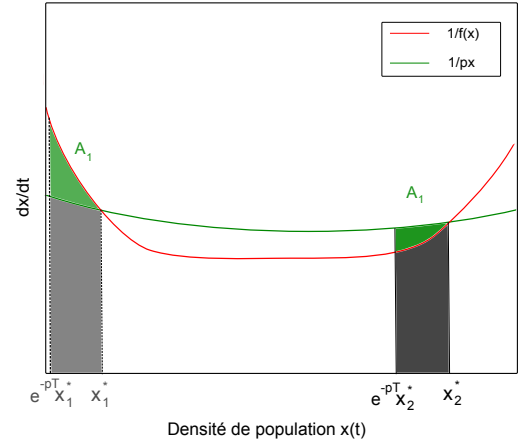


Fig 16 - Cas où A_2 est nulle.

En effectuant un petit déplacement δx_2 de w_2 positif par rapport à notre condition initiale, A_2 va augmenter et A_1 va diminuer. En effet, les deux bornes de l'intégrale sont liées pour une période T donnée.

En continuant à augmenter cette variation, nous allons finir par obtenir une aire A_1 nulle, pour $w_2 = e^{pT}x_2^*$.

Ainsi, $y = \frac{1}{f(x)}$ se situe au dessus de $y = \frac{1}{px}$ et nous pouvons écrire :

$$H(e^{pT}x_2^*) = \int_{x_2^*}^{e^{pT}x_2^*} \frac{dx}{f(x)} - \int_{x_2^*}^{e^{pT}x_2^*} \frac{dx}{px} > 0. \quad (9)$$

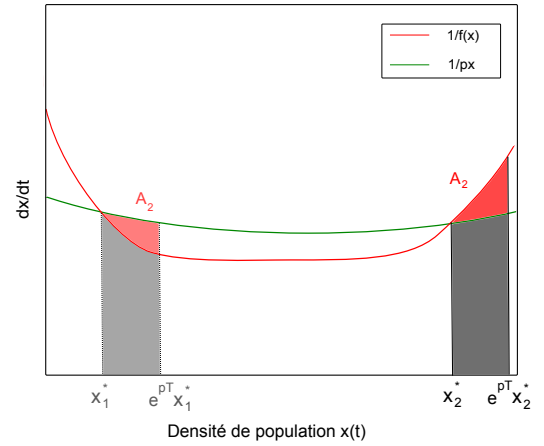


Fig 17 - Cas où A_1 est nulle.

H étant strictement croissante de w_2 , il existe un unique $\bar{x}_2 \in [x_2^*, e^{pT}x_2^*]$ tel que $H(\bar{x}_2) = \int_{e^{-pT}\bar{x}_2}^{\bar{x}_2} \frac{dx}{f(x)} - \int_{e^{-pT}\bar{x}_2}^{\bar{x}_2} \frac{dx}{px} = 0$, c'est-à-dire un équilibre.

Nous voyons que pour $w_2 > e^{pT}x_2^*$, l'inégalité (9) reste valable et qu'il ne peut donc y avoir de solution périodique. De même, pour $w_2 < x_2^*$ et tel que $e^{pT}w_2 > x_1^*$, l'inégalité (8) est aussi valable.

Le même type de raisonnement peut s'appliquer pour prouver l'existence de la solution périodique $x_1^p(t)$.

Proposition 3. La solution périodique x_2^p est localement stable.

Preuve 3. Nous considérons la stabilité du système discret qui effectue un cycle en partant de $x(kT^+)$ et dont un équilibre est $e^{-pT}\bar{x}_2$.

Soit $\delta x(kT^+)$ l'écart de $x(kT^+)$ à l'équilibre $e^{-pT}\bar{x}_2$ et $\delta x((k+1)T^+)$, l'écart à l'équilibre de $x((k+1)T^+)$:

$$\begin{aligned} \delta x(kT^+) &= x(kT^+) - e^{-pT}\bar{x}_2 \\ \delta x((k+1)T^+) &= x((k+1)T^+) - e^{-pT}\bar{x}_2 \end{aligned}$$

Nous avons $\int_{x(kT^+)}^{x((k+1)T)} \frac{dx}{f(x)} = T$. Après dérivation par rapport à $x(kT^+)$, nous obtenons :

$$\frac{1}{f(x((k+1)T))} \frac{dx((k+1)T)}{dx(kT^+)} - \frac{1}{f(x(kT^+))} = 0$$

avec f non nulle sur cet intervalle.

Nous obtenons ainsi l'expression $\frac{dx((k+1)T)}{dx(kT^+)} = \frac{f(x((k+1)T))}{f(x(kT^+))}$ (10) qui vaut $\frac{f(\bar{x}_2)}{f(e^{-pT}\bar{x}_2)}$ à l'équilibre.

Nous pouvons alors effectuer un développement de Taylor de $\delta x((k+1)T^+)$ par rapport à $\delta x(kT^+)$ à l'ordre 1 autour de l'équilibre $e^{-pT}\bar{x}_2$, qui nous amène à la relation suivante :

$$x((k+1)T^+) = e^{-pT}\bar{x}_2 + \frac{dx((k+1)T^+)}{d(\delta x(kT^+))} \delta x(kT^+) + o(\delta x(kT^+))$$

$$\text{Comme } \frac{dx((k+1)T^+)}{d(\delta x(kT^+))} = \frac{dx((k+1)T^+)}{dx(kT^+)} \frac{dx(kT^+)}{d(\delta x(kT^+))} \text{ avec } \frac{d(\delta x(kT^+))}{dx(kT^+)} = \frac{d(x(kT^+) - e^{-pT}\bar{x}_2)}{dx(kT^+)} = 1,$$

nous avons :

$$x((k+1)T^+) = e^{-pT}\bar{x}_2 + \frac{dx((k+1)T^+)}{dx(kT^+)} \delta x(kT^+) + o(\delta x(kT^+))$$

En utilisant (10) et $x((k+1)T^+) = e^{-pT}x((k+1)T)$, nous obtenons :

$$\begin{aligned} x((k+1)T^+) &= e^{-pT}\bar{x}_2 + \frac{f(\bar{x}_2)}{f(e^{-pT}\bar{x}_2)} e^{-pT} \delta x(kT^+) + o(\delta x(kT^+)) \\ \delta x((k+1)T^+) &= \frac{f(\bar{x}_2)}{f(e^{-pT}\bar{x}_2)} e^{-pT} \delta x(kT^+) + o(\delta x(kT^+)) \end{aligned}$$

Au premier ordre, l'écart à l'équilibre après un cycle est donc $\frac{f(\bar{x}_2)}{f(e^{-pT}\bar{x}_2)} e^{-pT} \delta x(kT^+)$ et nous avons la stabilité locale si et seulement si la condition suivante est respectée :

$$0 < \frac{f(\bar{x}_2)}{f(e^{-pT}\bar{x}_2)} e^{-pT} < 1.$$

L'équilibre $\bar{x}_2 e^{-pT}$ peut être situé sur une partie **décroissante** de la courbe d'équation $y = f(x)$, ou **croissante**, selon la valeur de p .

Ainsi, lorsqu'il est situé sur la partie décroissante, $f(\bar{x}_2)$ est inférieur à $f(\bar{x}_2 e^{-pT})$ par définition. e^{-pT} étant toujours inférieur à 1, notre condition de stabilité est bien respectée.

En revanche, si l'équilibre est situé sur la partie croissante de f (figure 18), $f(\bar{x}_2)$ est potentiellement supérieur à $f(\bar{x}_2 e^{-pT})$ et nous ne pouvons pas conclure directement.

Cependant, nous pouvons déterminer la stabilité locale en observant que, en x_2^* , $f(x) - px$ est nul, positif pour $x < x_2^*$ et négatif pour $x > x_2^*$.

Nous avons donc $f(\bar{x}_2) < p\bar{x}_2$ et $f(\bar{x}_2 e^{-pT}) > p\bar{x}_2 e^{-pT}$.

$$\text{Ainsi, } \frac{f(\bar{x}_2)}{f(\bar{x}_2 e^{-pT})} < \frac{p\bar{x}_2}{p\bar{x}_2 e^{-pT}} = e^{pT}.$$

et la condition de stabilité est bien vérifiée :

$$\frac{f(\bar{x}_2)}{f(\bar{x}_2 e^{-pT})} e^{-pT} < 1.$$

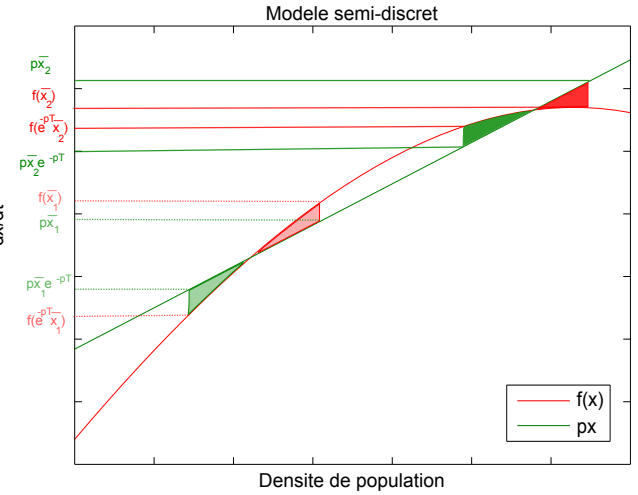


Fig 18 - Cas où les deux équilibres sont situés sur la partie croissante de f

La solution périodique $x_2^p(t)$ est donc **localement stable**. Par le même type de raisonnement, nous pourrions montrer que la solution périodique $x_1^p(t)$ est **instable**.

Illustration sur un diagramme de bifurcation

Nous avons observé par simulations qu'il existait une valeur limite p_D^{T*} en semi-discret telle que le nombre d'équilibres changeait. Nous pouvons alors nous demander si cette variation s'effectue de la même manière qu'en temps continu. Observons-nous une bifurcation selle-noeud ?

Nous souhaitons alors tracer le diagramme de bifurcation du modèle semi-discret. L'équilibre stable est facile à déterminer, étant observable, mais l'équilibre instable ne l'est pas. Ce problème n'est pas caractéristique du semi-discret et existe aussi en continu. Cependant, les expressions analytiques des équilibres en continu sont plus simples qu'en semi-discret.

Afin de l'observer, nous nous plaçons en **temps inverse**, *backward*. En effet, en temps normal, *forward*, nous observons l'équilibre stable et pas l'équilibre instable. En temps *backward*, $\tau = -t$, nous observerons l'équilibre instable et non le stable, les stabilités étant inversées.

En temps *backward*, nous avons une décroissance en temps continu et un ajout discret, processus inverses du temps *forward*. Ainsi, nous avons deux modèles :

En temps *forward* :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = e^{-pT} x(kT) \end{cases}$$

En temps *backward* :

$$\begin{cases} \dot{x} = -f(x) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = e^{pT} x(kT) \end{cases}$$

Nous avons pu tracer le diagramme de bifurcation en semi-discret pour des valeurs de paramètres spécifiques, notamment une petite période, en reportant les points après impulsion en temps *forward* et les points avant impulsion en temps *backward* (grâce à **Matlab**, voir annexe E).

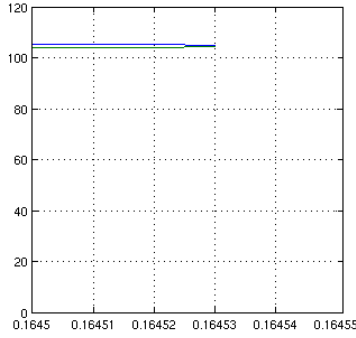


Fig 19 - Diagramme de bifurcation du modèle semi-discret

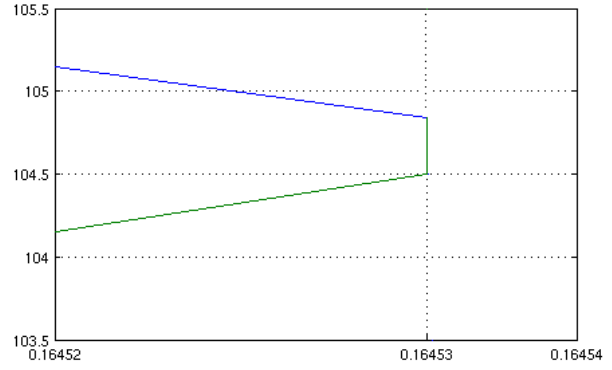


Fig 20 - Diagramme de bifurcation du modèle semi-discret zoomé sur la bifurcation

Nous observons bien une bifurcation **selle-noeud**, comme en temps continu.

Ainsi, les mêmes observations s'effectuent en temps continu qu'en temps semi-discret.

Cependant, la valeur de bifurcation est plus restrictive en semi-discret qu'en temps continu ($p_D^* < p^*$). L'extinction semble donc plus facile en semi-discret qu'en continu.

Les deux processus opposés vont donc dans le même sens en semi-discret : l'immigration facilite l'invasion et l'émigration, l'extinction. Qu'en est-il lorsque nous les considérons ensemble ?

4.3 Émigration et immigration

Dans un premier temps, nous réaliserons l'étude géométrique en temps continu du modèle avec émigration et immigration et tenterons d'exprimer la nouvelle valeur limite du paramètre d'émigration p en fonction du paramètre d'immigration σ .

Ensuite, nous effectuerons la comparaison des deux modèles, en temps continu et en temps semi-discret, qui passera par un diagramme de bifurcation et des simulations. Nous pourrons alors observer s'il existe une différence de comportement pour les mêmes valeurs de paramètres.

4.3.1 Étude géométrique en temps continu

Nous devons considérer le cas des deux flux intervenant sur le patch : le flux d'entrée constant σ et le flux de sortie dépendant de la densité px . Nous avons ainsi le modèle $\dot{x} = f(x) + \sigma - px$ en temps continu et nous allons pouvoir comparer, de manière géométrique, les courbes d'équations $y = f(x) + \sigma$ et $y = px$.

En réalisant l'étude géométrique en temps continu, nous pouvons observer que le problème ressemble à celui sans flux d'entrée. En effet, l'ajout d'une constante positive a pour seul effet de "relever" la courbe $y = f(x)$, sans changer les propriétés de f (si ce n'est qu'éventuellement, elle n'ait plus de partie négative).

Ainsi, la seule différence existante réside dans la valeur limite du paramètre d'émigration pour laquelle le nombre d'équilibres change. Appelons p_σ^* cette nouvelle valeur seuil.

$$p_\sigma^* \text{ est définie de la manière suivante : } \begin{cases} p_\sigma^* = \frac{df}{dx}|_{w_\sigma} \\ p_\sigma^* w_\sigma = f(w_\sigma) + \sigma \end{cases} .$$

Nous cherchons à exprimer p_σ^* en fonction de σ . Nous allons donc dériver l'expression $p_\sigma^* w_\sigma = f(w_\sigma) + \sigma$ selon σ .

$$\frac{dp_\sigma^* w_\sigma}{d\sigma} = \frac{df(w_\sigma)}{d\sigma} + 1 \iff w_\sigma \frac{dp_\sigma^*}{d\sigma} + p_\sigma^* \frac{dw_\sigma}{d\sigma} = \frac{df}{dx}|_{w_\sigma} \frac{dw_\sigma}{d\sigma} + 1$$

Comme $\frac{df}{dx}|_{w_\sigma}$ est égal à p_σ^* par définition, nous pouvons simplifier notre équation et nous obtenons ainsi $\frac{dp_\sigma^*}{d\sigma} = \frac{1}{w_\sigma}$.

En réalisant une approximation du premier ordre, nous obtenons la relation suivante :

$$p_\sigma^* = p^* + \frac{\sigma}{w^*}.$$

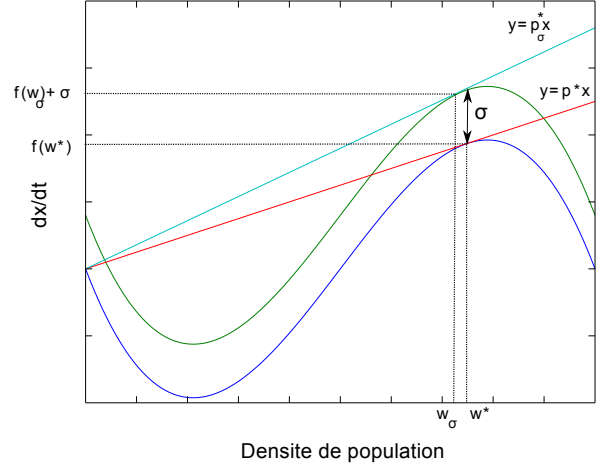


Fig 21 - Ajout d'un flux constant

4.3.2 Comparaison des modèles

Les modèles, associant les deux processus (immigration et émigration), s'écrivent alors :

En temps continu :

$$\dot{x} = f(x) - px + \sigma$$

En temps semi-discret :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) & \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = e^{-pT} x(kT) + \sigma T \end{cases}$$

Illustration sur un diagramme de bifurcation

Nous réalisons le diagramme de bifurcation de la même manière que dans le cas de l'émigration seule : en temps *forward* pour les équilibres stables et en temps *backward* pour l'équilibre instable.

Nous souhaitons observer ce qui se passe lorsque nous faisons varier σ pour une valeur de p donnée.

Nous avons établi précédemment qu'il existait une valeur du paramètre d'émigration p limite plus petite en semi-discret (p_D^{T*}) qu'en continu (p^*). Nous nous plaçons donc au cas limite pour le continu afin d'observer sur un même diagramme les deux phénomènes.

Sur la figure 22 est tracé, en temps continu à gauche et en temps semi-discret à droite, l'équilibre stable non trivial, l'équilibre instable et l'équilibre stable trivial.

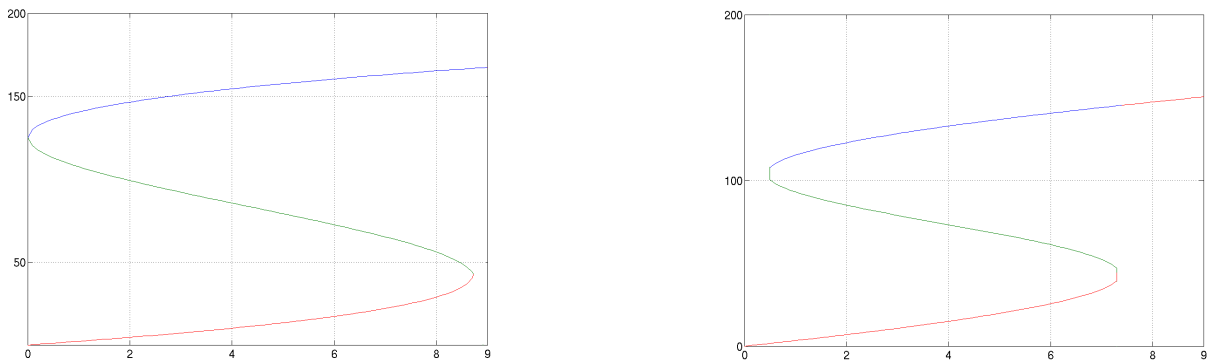


Fig 22 - En temps continu (à gauche) et en temps semi-discret (à droite)

Nous observons bien que, en temps semi-discret, il n'existe que deux équilibres dont un stable trivial avant une certaine valeur de σ nous amenant de p^* à p_D^{T*} . Il existe ensuite une bifurcation pour une valeur σ^* en temps continu qui diffère de celle en semi-discret, σ_D^* : σ_D^* est plus petite que σ^* (aux environs de 7.3 contre 8.7). Au dessus de cette valeur de bifurcation, il n'existe plus qu'un seul équilibre non trivial, stable.

L'émigration et l'immigration semblent faciliter deux phénomènes opposés en semi-discret : l'extinction, ainsi que l'invasion sont favorisés. Nous pouvons nous demander s'il existe des cas où nous avons invasion (réciproquement extinction) en semi-discret et non en continu.

4.3.3 Approche de simulation : comparaison avec le temps continu

Plaçons nous en $x_0=0$ et en p compris entre p_D^{T*} et p^* . Ainsi, il existe deux équilibres stables en continu et un seul trivial stable en semi-discret lorsque l'immigration est nulle. En temps continu, d'après la condition initiale, la solution va converger vers l'équilibre stable inférieur à K_a .

Prenons σ telle que nous ayons :

$$\sigma_D^* < \sigma < \sigma^*$$

Ainsi, l'immigration n'est pas assez importante en temps continu pour qu'il n'existe qu'un seul équilibre stable non trivial.

Pour des paramètres égaux, nous observons qu'il existe une valeur suffisamment grande de la période T telle que, après quelques impulsions, l'invasion réussisse en semi-discret.

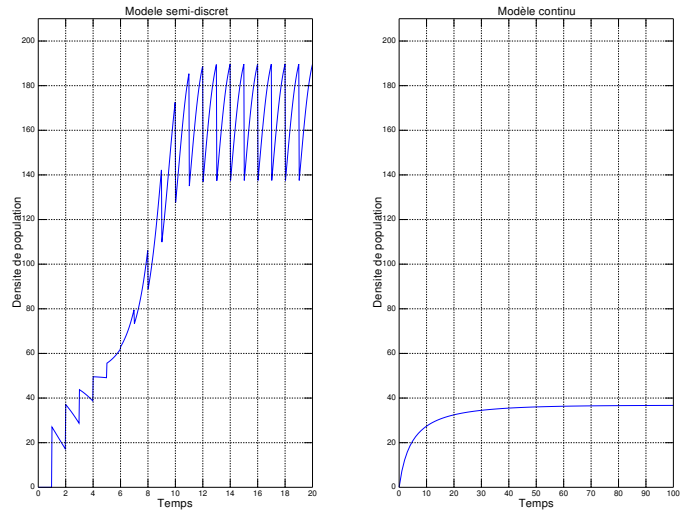


Fig 23 - Invasion en semi-discret et non en continu

Ce phénomène s'explique par le fait que, sur une période en temps semi-discret, les individus immigrant sur le patch ne participent pas à la mortalité. Au contraire, en temps continu, les individus, à peine arrivés, participent à la mortalité. Nous pouvons donc considérer qu'il y a plus d'individus qui immigrent en semi-discret qu'en temps continu sur une période.

Plaçons nous en $x_0=K$ et en p compris entre p_D^{T*} et p^* .

Prenons un σ assez petit tel que p descende en dessous de p_D^{T*} et qu'il y ait deux équilibres stables en semi-discret.

Il existe une période T assez grande telle que nous ayons une solution périodique en dessous de la capacité seuil de l'effet Allee en temps semi-discret.

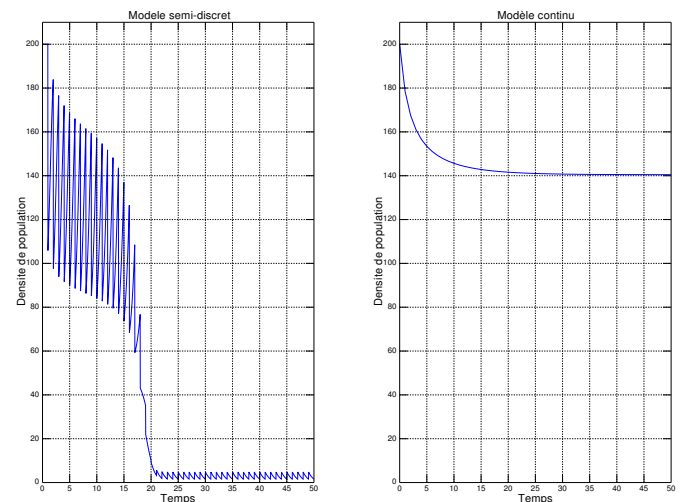


Fig 24 - Extinction en semi-discret et non en continu

De manière similaire au cas précédent où l'invasion se produit en semi-discret et non en continu, ce comportement peut s'expliquer par le fait que, sur une période, les individus qui émigrent du patch ne participent pas à la croissance.

A l'inverse, en temps continu, les individus qui partent du patch ont participé à la croissance. Nous pouvons donc considérer qu'il y a plus d'individus qui émigrent en semi-discret qu'en continu.

5 Étude sur plusieurs patches

Réaliser l'étude sur N patches, $N \in \mathbb{N}$, revient à analyser un système à N dimensions. Analytiquement, les calculs deviennent très vite complexes. En annexe D se situent quelques résultats analytiques obtenus avec l'approximation de ressources très importantes, c'est-à-dire avec le modèle logistique inversée.

Afin d'apprivoiser cette complexité, nous allons réaliser des simulations numériques. Lorsque nous considérons plusieurs patches, il n'existe plus qu'un seul paramètre de migration par patch. En effet, le flux d'entrée d'un patch i est dépendant du paramètre d'émigration du patch $i - 1$ et ainsi de suite.

Une analyse avec migration continue dans un environnement fragmenté a déjà été réalisée par Keitt *et al.* [9] sur 5 patches et des conclusions quant à la valeur limite du paramètre de migration ont pu être obtenues.

En effet, pour un jeu de paramètres donné, dans le cas d'un environnement où seulement les patches 1 et 5 sont remplis à la capacité limite du milieu et les autres sont vides, Keitt *et al.* ont montré qu'il existait une valeur du paramètre de migration telle que, au dessus de celle-ci, les patches intermédiaires se remplissaient, l'invasion était réussie et, en dessous, les patches n'arrivaient pas à surmonter l'effet Allee.

Dans un premier temps, nous allons redéfinir ces deux modèles, en temps continu et en temps semi-discret. Puis, nous allons reproduire les simulations obtenues par Keitt *et al.*, avec leur jeu de paramètres, afin d'observer s'il existe une différence au niveau de cette valeur limite obtenue.

En effet, nous avons montré, sur un seul patch, qu'il était possible d'obtenir l'invasion en semi-discret et non en continu et inversement, l'extinction en semi-discret et non en continu. Nous voulons vérifier ce fait sur plusieurs patches.

5.1 Définitions des modèles

Soit p le paramètre de migration. Afin de simplifier les notations, prenons E égal à e^{-pT} .

Keitt *et al.* avaient choisi une fonction f différente de la notre, s'écrivant $f(x) = r_1 x \left(\frac{x - C_1}{K_1} \right) \left(\frac{K_1 - x}{K_1} \right)$.

Après réécriture des paramètres, nous obtenons $r = \frac{r_1 C_1}{K_1}$ avec $K = K_1$ et $K_a = C_1$.

Nous pouvons alors comparer les deux modèles, dont le formalisme est représenté graphiquement sur la figure (25).

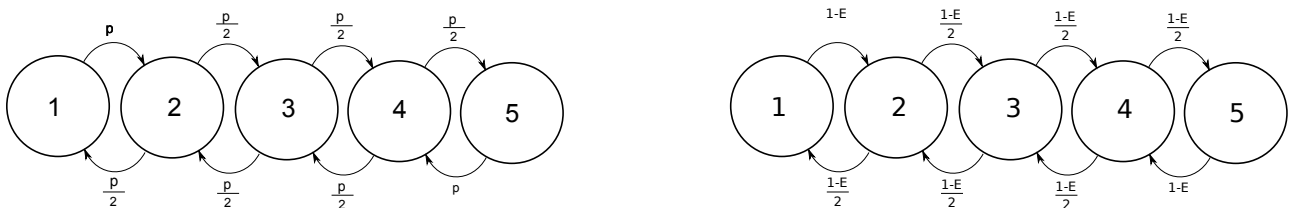


Fig 25 - Représentation de la migration bidirectionnelle sur 5 patches, à gauche en continu et à droite en semi-discret

Soit $f(x_i) = rx_i(t)(\frac{x_i(t)}{K_a} - 1)(1 - \frac{x_i(t)}{K})$.

Selon le modèle de Keitt *et al.* :

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = f(x_1) + p(\frac{x_2}{2} - x_1) \\ \dot{x}_2(t) = f(x_2) + p(\frac{x_3}{2} + x_1 - x_2) \\ \dot{x}_3(t) = f(x_3) + p(\frac{x_4}{2} + \frac{x_2}{2} - x_3) \\ \dot{x}_4(t) = f(x_4) + p(\frac{x_5}{2} + x_3 - x_4) \\ \dot{x}_5(t) = f(x_5) + p(\frac{x_4}{2} - x_5) \end{cases}$$

Selon notre modèle semi-discret :

$$\forall t \neq kT, \quad \dot{x}_i(t) = rx_i(t)(\frac{x_i(t)}{K_a} - 1)(1 - \frac{x_i(t)}{K})$$

$$\begin{cases} x_1(kT^+) = Ex_1(kT) + \frac{1-E}{2}x_2(kT) \\ x_2(kT^+) = Ex_2(kT) + (1-E)(\frac{x_3(kT)}{2} + x_1(kT)) \\ x_3(kT^+) = Ex_3(kT) + \frac{1-E}{2}(x_4(kT) + x_2(kT)) \\ x_4(kT^+) = Ex_4(kT) + (1-E)(\frac{x_5(kT)}{2} + x_3(kT)) \\ x_5(kT^+) = Ex_5(kT) + \frac{1-E}{2}x_4(kT) \end{cases}$$

5.2 Observations des simulations

Soit x_0^i la condition initiale du patch i . Plaçons nous aux paramètres choisis par Keitt *et al.* :

K	K_a	r	x_0^1	x_0^2	x_0^3	x_0^4	x_0^5
1	0.25	0.275	1	0	0	0	1

Nous observons bien, sur la figure 26, que nous avons extinction des patches intermédiaires lorsque nous faisons varier la valeur du paramètre de migration en temps continu (à gauche) et en temps semi-discret (à droite) et invasion après cette valeur. Il existe bien un “Range pinning” en temps continu et en temps semi-discret.

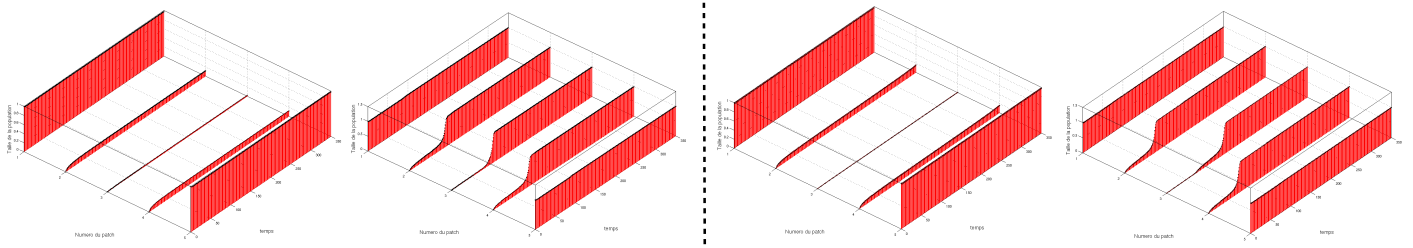


Fig 26 - Modèles continu de Keitt *et al.*[9] (à gauche) et semi-discret (à droite) : existence d’un “Range Pinning”

Keitt *et al.* ont montré que pour une valeur de p égale à 0.02, l’invasion des patches intermédiaires n’était pas possible. En appliquant cette valeur à notre modèle semi-discret, nous observons la réussite de l’invasion (figure 27). En diminuant p jusqu’à 0.0174, nous obtenons la valeur limite telle que l’on ait l’échec de l’invasion des patches intermédiaires en semi-discret.

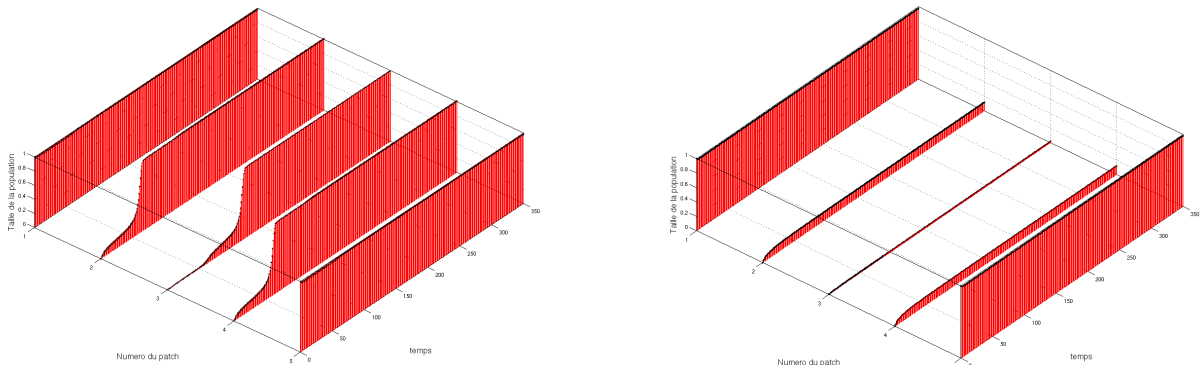


Fig 27 - Modèles semi-discret (à gauche) et de Keitt *et al.*[9] (à droite), à la valeur limite de p en continu : 0.02

Il existe ainsi une gamme de valeur du paramètre de migration telle que l'invasion est un succès en semi-discret et un échec en continu.

L'invasion est donc facilitée en semi-discret par rapport au continu. Ce résultat coïncide avec les études précédemment réalisées par Mailleret et Lemesle [16].

Nous souhaitons observer le comportement facilité de l'extinction en semi-discret, c'est-à-dire l'extinction des patches intermédiaires préalablement remplis. Cependant, en généralisant notre étude sur plusieurs patches, nous avons diminué le nombre de paramètres conditionnant la migration.

Ce phénomène est donc plus difficilement observable sur plusieurs patches et requiert un temps de manipulation des paramètres que la durée de mon stage ne m'a pas permise. Par contre, nous avons pu observer l'extinction de tous les patches pour un certain jeu de paramètres.

Pour cela, nous avons pris comme condition initiale commune aux patches la valeur de la capacité limite de l'environnement, K .

En augmentant la capacité seuil de l'effet Allee, K_a , nous avons observé qu'il existe une valeur seuil telle qu'en dessous, l'extinction est impossible en semi-discret, quelle que soit la valeur du paramètre de migration p et qu'au dessus, l'extinction devient possible pour une certaine gamme du paramètre de migration.

K	K_a	r	x_0^1	x_0^2	x_0^3	x_0^4	x_0^5
1	0.6	0.275	1	1	1	1	1

Avec ce jeu de paramètres, l'extinction n'a pas lieu en continu (figure 28).

Cependant, en semi-discret, il existe une valeur seuil telle que les populations s'éteignent. Sur la figure 29 sont représentés l'évolution des 5 patches pour des valeurs de p croissante.

Nous pouvons voir que ce sont les patches extérieurs qui s'éteignent en premier et conduisent alors les patches intermédiaires à s'éteindre.

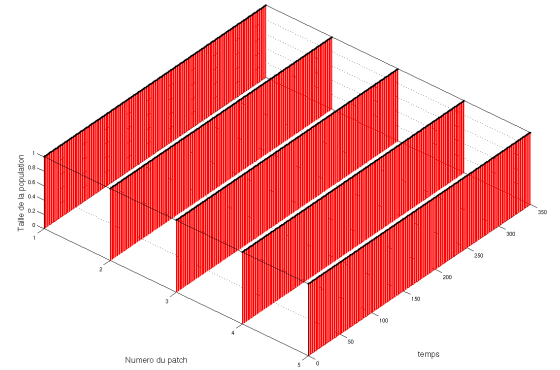


Fig 28 - En temps continu, pour $p=0.065$

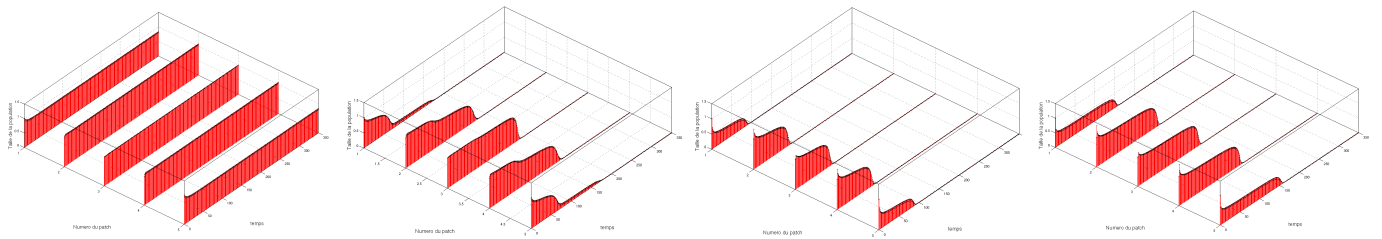


Fig 29 - En temps semi-discret, évolution des 5 patches pour p allant de : 0.05 – 0.065 – 0.5 – 0.8

Plus le paramètre de migration est important, plus l'extinction sera tardive. En effet, en augmentant le paramètre de migration, nous augmentons certes l'émigration mais aussi l'immigration.

Il existe ainsi une valeur seuil du paramètre de migration telle qu'au dessus, l'extinction ait lieu en semi-discret et non en continu. Néanmoins, ce phénomène dépend de la biologie de l'espèce étudiée.

En effet, si celle-ci possède une capacité seuil d'effet Allee K_a suffisamment grande pour une capacité limite K et un taux de croissance r fixés, l'extinction devient possible en prenant en compte le caractère saisonnier de la migration.

Un modèle semi-discret dans lequel la migration d'individus est pulsée permet de prendre en compte le caractère saisonnier de la migration de certaines espèces, notamment les ravageurs étudiés.

En temps semi-discret, l'extinction et l'invasion d'un patch sont favorisées. Il existe des valeurs plus restrictives qu'en temps continu des paramètres d'émigration et d'immigration qui entraînent, respectivement l'extinction ou l'invasion.

6 Conclusion

En modélisant le phénomène de migration complet sur un patch en semi-discret, nous avons pu établir l'importance de la prise en compte de la migration saisonnière par rapport à une migration continue. En effet, ce caractère entraîne une **favorisation** à la fois de l'**extinction** des patchs et de leur **invasion**, ce qui est paradoxal. En effet, l'invasion des patchs est bénéfique pour l'espèce alors que l'extinction des patchs lui est néfaste.

De ce fait, selon la biologie de l'espèce, des méthodes de lutte identiques conduisent à des effets très différents. La prise en compte du caractère saisonnier est donc à prendre en compte pour la mise en place de techniques de lutte efficaces.

Des améliorations peuvent être ajoutées à notre modèle telles que la prise en compte des différents types de migration (par exemple du type "ballooning", alternant des migrations sur de courtes et longues distances), ou bien la structuration en âge du modèle.

En effet, il existe deux stades importants chez les lépidoptères : le stade larvaire, responsable des dégâts et le stade adulte, de la propagation. Les introduire séparément dans le modèle permettrait de mieux estimer les paramètres importants et leurs valeurs limites.

Entre ces deux stades, si les conditions environnementales sont rudes, les larves entrent en diapause. Cette phase de latence introduirait alors un temps de retard dans le modèle entre les phases larvaire et adulte. De plus, la mortalité des larves est plus accrue lorsqu'elles entrent en diapause, n'étant pas toutes capables de survivre aux conditions défavorables, ce qui influence la taille de la population adulte émergente.

Cependant, plus un modèle s'approche de la réalité, plus il est complexe. Différents types de modélisations telles qu'à individu centré ou simulateur pourraient alors être mise en place pour ces cas d'études.

Des perspectives intéressantes seraient la mise en parallèle de nos conclusions avec les expérimentations qui sont en cours. En effet, sur le terrain, une caractérisation des flux migratoires, ainsi que leur importance, est actuellement à l'étude par différentes méthodes de marquage (génétique, chimique) des insectes.

Références

- [1] J. Achaleke and T. Brévault. Inheritance and stability of pyrethroid resistance in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) in central africa. *Pest Management Science*, 66(2) :137–41, 2010.
- [2] W. C. Allee. Animal aggregations. a study in general sociology. *University of Chicago Press. Chicago*, ISBN 0-404-14501-9, 1931.
- [3] F. Courchamp. *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford biology, 2008.
- [4] F. Courchamp, T. Clutton-Brock, and B. Grenfell. Inverse density dependence and the Allee effect. 14(10) :405–410, 1999.
- [5] L. Edelstein-Keshet. *Mathematical models in biology*, volume 96. Siam, 2005.
- [6] H. T. M. Eskola and K. Parvinen. On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with Allee effect. *Theoretical Population Biology*, 72(1) :41–51, Aug 2007.
- [7] H. T. M. Eskola and K. Parvinen. The Allee effect in mechanistic models based on inter-individual interaction processes. *Bulletin of Mathematical Biology*, 72(1) :184–207, Jan 2010.
- [8] G. Fáth. Propagation failure of traveling waves in a discrete bistable medium. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 116(1-2) :176 – 190, 1998.
- [9] T. H. Keitt, M. A. Lewis, and R. D. Holt. Allee effects, invasion pinning, and species’ borders. *The American Naturalist*, 157(2) :203–216, Feb 2001.
- [10] C. S. Kolar and D. M. Lodge. Progress in invasion biology : predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4) :199–204, Apr 2001.
- [11] M. Kruger, J. V. Rensburg, and J. V. den Berg. Perspective on the development of stem borer resistance to ‘Bt’ maize and refuge compliance at the vaalharts irrigation scheme in south africa. *Crop Protection*, 28(8) :684 – 689, 2009.
- [12] S. A. Levin. The problem of pattern and scale in ecology : The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6) :1943–1967, 1992.
- [13] A. M. Liebhold and P. C. Tobin. Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, 53 :387–408, 2008.
- [14] E. Lombaert, T. Guillemaud, J.-M. Cornuet, T. Malausa, B. Facon, and A. Estoup. Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. *Plos One*, 5, 2010.
- [15] Y. Lu, K. Wu, Y. Jiang, B. Xia, P. Li, H. Feng, K. A. G. Wyckhuys, and Y. Guo. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of bt cotton in china. *Science*, 328(5982) :1151–1154, 2010.
- [16] L. Mailleret and V. Lemesle. A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philos Transact A Math Phys Eng Sci*, 367(1908) :4779–4799, Dec 2009.
- [17] T. Malthus. *Essai sur le principe de population*. 1798.
- [18] R. M. May. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261(5560) :459–467, 1976.
- [19] S. Nibouche. High temperature induced diapause in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87 :271–274, 1998.
- [20] Taylor and Hastings. Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, page 8 :895908., 2005.
- [21] P. C. Tobin, C. Robinet, D. M. Johnson, S. L. Whitmire, O. N. Bjornstad, and A. M. Liebhold. The role of Allee effects in gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), invasions. *Population Ecology*, 51(3, Sp. Iss. SI) :373–384, JUL 2009.
- [22] M. Vaissayre. Personal communication. *CIRAD*.
- [23] L. V. Valen. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, page 1 : 1—30, 1973.
- [24] Verhulst. Mathematical researches into the law of population growth increase. *Nouveaux Memoires de l’Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, 18, Art. 1, 1-45, 1845.

Annexes

A Quelques rappels mathématiques

Étude locale en temps continu

Soit l'équation différentielle ordinaire $\begin{cases} \dot{x} = f(x(t)) \\ x(0) = x_0 \end{cases}$, $x \in \mathbb{R}^+$, avec f continuellement dérivable.

Définition 1. Un équilibre x^* de l'équation $\dot{x}=f(x(t))$ est un état stationnaire vérifiant $\dot{x} = 0$ soit $f(x^*)=0$.

Définition 2. Un équilibre x^* est localement stable si $\forall \epsilon > 0, \exists \delta(\epsilon) > 0$ tel que $\|x(0)-x^*\| < \delta(\epsilon) \Rightarrow \|x(t)-x^*\| < \epsilon \forall t$. Si un équilibre n'est pas stable, il est instable.

Proposition 4. Soit $\frac{df}{dx}$ la dérivée de f selon x . Un équilibre x^* est localement stable si et seulement si $\frac{df}{dx}|_{x^*} < 0$.

Preuve 4. Considérons un point $x(t)$ voisin de l'équilibre x^* et définissons une nouvelle variable locale $u(t) = x(t) - x^*$. Quand $u(t)=0$, nous avons alors $x(t) = x^*$.

Lorsque $u(t)$ est au voisinage de 0, soit $x(t)$ au voisinage de x^* , nous pouvons écrire l'équation $\frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(x)$, x^* étant une constante.

Nous pouvons alors développer la fonction $f(x)$ en série de Taylor au premier ordre au voisinage de x^* .

$$\frac{du}{dt} = f(x^*) + \frac{df}{dx}|_{x^*} (x - x^*) + o(x - x^*) \quad (10)$$

D'après la définition de l'équilibre, $f(x^*)=0$. Nous obtenons alors l'équation :

$$\frac{du}{dt} = \frac{df}{dx}|_{x^*} u + o(u).$$

En négligeant le terme $o(u)$ et en appelant $\lambda^* = \frac{df}{dx}|_{x^*}$, l'équation différentielle précédente admet comme solution $u(t) = u_0 e^{\lambda^* t}$.

La stabilité du point fixe est donc déterminée par la valeur de λ^* :

- Si $\lambda^* < 0$ alors $u(t)$ tend vers 0 lorsque t tend vers $+\infty$ et donc $x(t)$ tend vers x^* . L'équilibre est donc **localement stable**, toute solution correspondant à une condition initiale prise dans le voisinage de x^* donne lieu à un retour vers cet équilibre.
- Si $\lambda^* > 0$ alors $u(t)$ tend vers $\pm\infty$ selon le signe de u_0 et $x(t)$ s'éloigne de part et d'autre de x^* . L'équilibre est donc **instable**.
- Si $\lambda^*=0$, la linéarisation ne permet pas de conclure quant à la dynamique locale et il est nécessaire de considérer les termes d'ordre supérieur à un dans le développement en série de Taylor de $f(x)$ au voisinage de x^* .

Étude locale en temps discret

Soit (u_n) une équation récurrente définie par $\begin{cases} u_{n+1} = f(u_n) \\ u(0) = u_0 \end{cases}$, $n \in \mathbb{N}$, avec f fonction continue sur \mathbb{R}^+ .

Définition 3. Si (u_n) converge, cela ne peut-être que vers un point fixe de f .

Définition 4. x^* est un point fixe de f s'il vérifie $f(x^*) = x^*$.

Théorème 1 (Théorème du point fixe). Soit I un intervalle fermé de \mathbb{R} et $f : I \rightarrow I$ une application contractante, c'est-à-dire $\exists k \in [0, 1[\mid \forall (x, y) \in I, |f(x) - f(y)| < k |x - y|$. Alors f possède un unique point fixe x^* .

De plus, toute suite définie par $u_0 \in I$, $u_{n+1} = f(u_n)$ converge vers cet unique point fixe.

Définition 5. Un point fixe x^* tel que $|\frac{df}{dx}|_{x^*}| < 1$ est dit **localement stable**. S'il vérifie au contraire $|\frac{df}{dx}|_{x^*}| > 1$, il est dit **instable**.

Preuve 5. Soit $\frac{df}{dx}$ continue en x^* . Si x^* est localement stable, il existe $k \in [0, 1[$ et un intervalle $I =]x^* - \epsilon, x^* + \epsilon[$ tel que $|\frac{df}{dx}|_{x^*}| < k$.

En appliquant le théorème du point fixe sur I , nous pouvons conclure que toute suite récurrente (u_n) à valeur de départ dans cet intervalle convergera vers x^* .

Diagramme de bifurcation

Définition 6. Pour un système dynamique, une **bifurcation** à un paramètre se produit lorsque la variation d'un paramètre entraîne un changement qualitatif de l'état des équilibres et de leur stabilité.

Définition 7. La **valeur de bifurcation** d'un paramètre, dit de bifurcation, correspond à la valeur limite à laquelle la bifurcation a lieu.

Différents types de bifurcations pour des systèmes à une dimension existent et possèdent des changements spécifiques. Parmi celles-ci, les bifurcations transcritique et selle-noeud :

Définition 8. Une bifurcation est dite **transcritique** lorsqu'il existe un échange de stabilité entre les équilibres à partir de la valeur de bifurcation.

Définition 9. Une bifurcation est dite **selle-noeud** ("saddle-node") lorsque le nombre d'équilibres varie à partir de la valeur de bifurcation du paramètre.

Définition 10. Un **diagramme de bifurcation** permet d'observer l'évolution des équilibres, tant par leur nombre que par les valeurs qu'ils prennent, ainsi que leur stabilité, en fonction du paramètre de bifurcation. Par convention, les équilibres stables et les équilibres instables possèdent une représentation différente.

B Résolution d'une équation différentielle non linéaire en temps continu

Soit l'équation suivante :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx(t)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) = -rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K_a}\right) \\ x(0) = x_0 \end{cases}$$

Par choix, nous choisissons de résoudre l'équation sous la forme $\dot{x} = -rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K_a}\right)$.

La **première étape** consiste à la séparation des variables : nous regroupons à gauche tous les termes dépendant de x et à droite ceux dépendant de t . Nous conservons la constante r à droite par soucis de simplification lors de la deuxième étape.

$$\dot{x} = -rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K_a}\right) \iff \frac{dx}{x\left(1 - \frac{x}{K_a}\right)} = -r dt$$

La **deuxième étape** revient à décomposer $\frac{1}{x\left(1 - \frac{x}{K_a}\right)}$ en éléments simples.

Cela signifie que nous cherchons les constantes a et b telles que $\frac{1}{x\left(1 - \frac{x}{K_a}\right)} = \frac{a}{x} + \frac{b}{1 - \frac{x}{K_a}}$.

Les polynômes $P = x$ et $P_1 = 1 - \frac{x}{K_a}$ s'annulent respectivement pour $x=0$ et $x=K_a$.

Une manière de déterminer a est de multiplier les deux membres de l'équation par P ,

$$\frac{1}{1 - \frac{x}{K_a}} = a + \frac{bx}{1 - \frac{x}{K_a}}, \text{ et de se placer ensuite au zéro de ce polynôme } (x=0).$$

Nous obtenons ainsi la constante correspondant à ce polynôme, ici $a=1$. De la même manière pour P_1 , nous obtenons $b=\frac{1}{K_a}$.

Après décomposition en éléments simples, nous pouvons passer à la troisième étape, l'intégration :

$$\int_{x(0)}^{x(t)} \frac{1}{x\left(1 - \frac{x}{K_a}\right)} d\tau = \int_{x(0)}^{x(t)} \frac{1}{x} + \frac{1}{K_a - x} d\tau = \int_0^t -r d\tau$$

Nous obtenons ainsi l'équation :

$$[\ln(x) - \ln(K_a - x)]_{x(0)}^{x(t)} = -r[\tau]_0^t$$

$$\ln\left(\frac{x(t)}{K_a - x(t)}\right) - \ln\left(\frac{x(0)}{K_a - x(0)}\right) = -rt \iff \ln\left(\frac{x(t)}{K_a - x(t)} \frac{K_a - x(0)}{x(0)}\right) = -rt$$

Ensuite, il ne reste plus qu'à passer à l'exponentielle pour chaque membre de l'équation et d'isoler $x(t)$ à gauche.

Nous obtenons ainsi la solution explicite suivante :

$$x(t) = \frac{x_0 K_a e^{(-rt)}}{K_a - x_0(1 - e^{(-rt)})}$$

C Études géométriques

Soit f la fonction dont nous connaissons les propriétés géométriques⁵ suivantes :

- f **concave** / **convexe** $\forall x \in \mathbb{R} \iff f''(x) \leq 0 \quad \forall x$,
- f s'annule en $x=0$ et $\exists w > 0 \mid f'(w) = 0$.

Alors,

- f est strictement croissante / **décroissante** sur $I_1 =]-\infty, w[$,
- f est strictement décroissante / **croissante** sur $I_2 =]w, \infty[$,
- $\exists x_2, 0 < w < x_2 \mid f(x_2) = 0$

Nous nous intéressons aux équilibres de $f(x) - px$ soit aux **points d'intersections** des courbes d'équation $y = f(x)$ et $y = px$. Un premier point d'intersection évident est le point $x = 0$, les deux fonctions s'annulant en 0.

Le nombre de points d'intersection est ensuite déterminable d'après les propriétés de la fonction f . Dans les deux modèles, d'après la monotonie de f , il y a **au maximum deux points d'intersection soit deux équilibres**.

La stabilité locale des équilibres se détermine par l'observation de la **position relative des courbes entre elles**.

En effet, plaçons nous dans le voisinage à droite du point d'équilibre, en x . Si notre équilibre est attractif à droite, nous convergerons de x à notre point fixe.

Pour cela, nous devons avoir $\dot{x} < 0$, soit $f(x) < px$. A l'inverse, en se plaçant à gauche de l'équilibre, nous devons avoir $\dot{x} > 0$ soit $f(x) > px$ pour admettre l'attractivité à gauche.

Ainsi, si $y = f(x)$ est au dessus de $y = px$ à gauche de l'équilibre et inversement à droite, alors l'équilibre est attractif à droite et à gauche. Étant en une seule dimension, ceci prouve la stabilité locale.

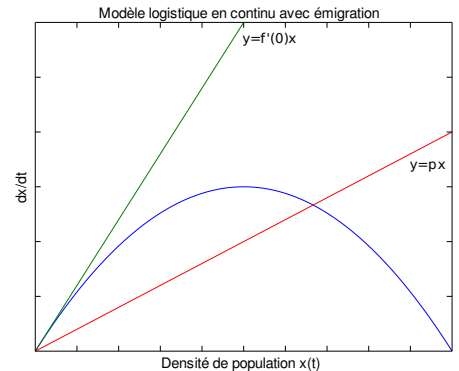


Fig 30 - Logistique avec émigration

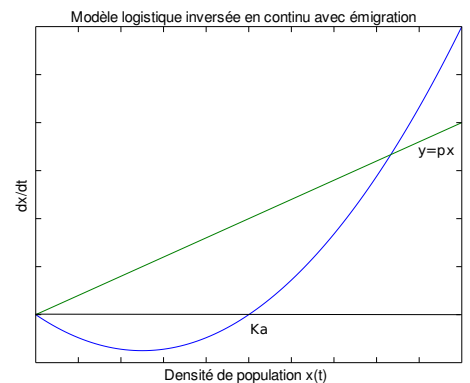


Fig 31 - Logistique inversée avec émigration

Dans le cas de la logistique inversée (figure 31), sachant que p est positif ou nul, il n'existe pas de valeurs de p telle que le nombre d'équilibres diffère de deux. Il n'existe donc pas de bifurcation en fonction du paramètre d'émigration pour ce modèle.

En revanche, dans le cas du modèle logistique (figure 30), en raison de la concavité de la courbe, nous pouvons observer une valeur de p limite telle que le nombre de points d'intersection varie.

En effet, p représentant la pente de la droite et f étant concave strictement croissante sur $]-\infty, w[$ donc sur $[0, w[$, la pente de la courbe en tout point de $[0, w[$ est plus faible que la pente initiale soit $\frac{df}{dx}|_0$.

⁵Les propriétés en **noir** correspondent à la logistique et en **rouge** à la logistique inversée

Ainsi, nous pouvons déterminer le nombre d'équilibres selon la valeur que prend p :

- Si $p < \frac{df}{dx}|_0$, deux équilibres existent : 0 instable et x^* localement stable,
- Si $p = \frac{df}{dx}|_0$, un seul équilibre attractif à gauche, 0,
- Si $p > \frac{df}{dx}|_0$, un seul équilibre localement stable, 0.

Nous observons alors une **bifurcation transcritique** en fonction du paramètre d'émigration p , c'est-à-dire un échange de stabilité entre deux équilibres.

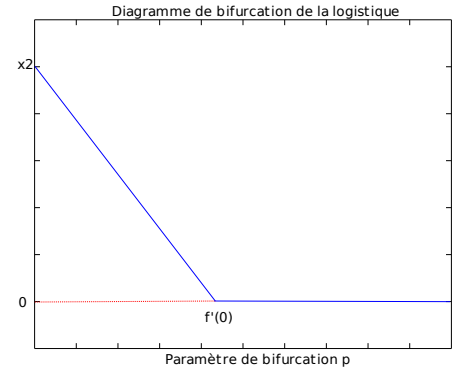


Fig 32 - Diagramme de bifurcation de la logistique avec émigration

D Études analytiques

Afin de vérifier nos résultats obtenus par l'étude géométrique, nous avons étudié nos modèles de manière analytique avec des fonctions explicites.

Dans un premier temps, nous allons vérifier que ces fonctions possèdent bien les propriétés escomptées. Puis, dans un second temps, nous allons faire le parallèle entre les valeurs limites observées durant l'étude géométrique et celles obtenues analytiquement.

Étude analytique des modèles logistique et logistique inversée en continu avec émigration

Soit l'équation logistique $\dot{x} = f(x) = rx(1 - \frac{x}{K})$.

Le modèle logistique inversée correspond à l'opposé du modèle logistique en prenant $K_a = K$. Les résultats obtenus pour le modèle logistique inversée seront donc les mêmes que ceux pour la logistique, à un signe près.

Les équilibres de f sont $x_1 = 0$ et $x_2 = K$. Après calculs, nous obtenons les dérivées suivantes :

- $\frac{df}{dx} = r(1 - \frac{2x}{K})$.
- $\frac{df}{dx}$ s'annule en $w = \frac{K}{2}$.
- $\frac{d^2f}{dx^2} = \frac{-2r}{K} < 0 \forall x$.

Ces résultats nous permettent d'obtenir les tableaux suivants :

x	0	$\frac{K}{2}$	K
$\frac{d^2f}{dx^2}$		-	
$\frac{df}{dx}$	+	0	-
$f(x)$	\nearrow		\searrow

Fig 33 - fonction logistique

x	0	$\frac{K_a}{2}$	K_a
$\frac{d^2f}{dx^2}$		+	
$\frac{df}{dx}$	-	0	+
$f(x)$	\searrow		\nearrow

Fig 34 - fonction logistique inversée

Nous observons bien que notre fonction logistique est concave et, respectivement, convexe pour la logistique inversée. Nous pouvons ainsi réaliser l'étude locale de la fonction comprenant le terme d'émigration en px dans le cas de la logistique.

En effet, nous n'avons observé aucune valeur limite lors de l'étude géométrique de la logistique inversée, il n'y a donc pas de comparaison de valeur possible.

Soit g la fonction intégrant l'émigration. Nous obtenons alors l'équation différentielle :

$$\dot{x} = g(x) = rx(1 - \frac{x}{K}) - px.$$

Les équilibres de f sont $x_1 = 0$ et $x_2 = \frac{(r-p)K}{r}$. Étant donné que ce sont des équilibres exprimant une réalité biologique, ils doivent être supérieurs ou égaux à zéro. Ainsi, nous obtenons la condition d'existence suivante : $x_2 > 0 \Rightarrow r > p$.

Un équilibre est localement stable si et seulement si $\frac{dg}{dx}|_{x^*} < 0$. Ici, $\frac{dg}{dx} = r - p - \frac{2rx}{K}$.

Nous obtenons alors les dérivées : $\frac{dg}{dx}|_0 = r - p$ et $\frac{df}{dx}|_{x_2} = -(r - p)$.

Ainsi,

- Si $r > p$, deux équilibres existent, 0 qui est instable et $x_2 = \frac{(r - p)K}{r}$ qui est stable,
- Sinon, 0 est seul équilibre stable.

Correspondance avec l'analyse géométrique

Lors de notre étude géométrique, nous avons obtenu une valeur de bifurcation du paramètre p égale à $\frac{df}{dx}|_0$. En dessous de cette valeur, nous avons deux équilibres, et au dessus, un seul.

Analytiquement, une condition d'existence d'équilibre non nul est que p soit inférieur à r . En calculant la dérivée de f en 0, nous obtenons $\frac{df}{dx}|_0 = r$. Ce qui correspond bien à notre valeur de bifurcation.

Étude analytique du modèle Allee en continu avec émigration

Soit la fonction $\dot{x} = f(x) = rx(\frac{x}{K_a} - 1)(1 - \frac{x}{K})$.

Dans un premier temps, nous allons vérifier que f possède les propriétés nécessaires.

Après quelques calculs, nous trouvons que :

- f s'annule en $x_1=0$, $x_2=K_a$ et $x_3=K$.
- $\frac{df}{dx} = -\frac{3rx^2}{KK_a} + \frac{2rx(K_a + K)}{K_aK} - r$.
- $\frac{df}{dx}$ s'annule en $w_{1,2} = \frac{K + K_a \pm \sqrt{K^2 + K_a^2 - KK_a}}{3}$.
- $\frac{d^2f}{dx^2} = \frac{r(6x - 2(K + K_a))}{KK_a}$.
- $\frac{d^2f}{dx^2}$ s'annule en $w^* = \frac{K + K_a}{3}$.

D'après ces informations, nous pouvons construire le tableau suivant :

x	0	w_1	w^*	w_2	K
$\frac{d^2f}{dx^2}$		+	0	-	
$\frac{df}{dx}$	-	0	+	0	-
$f(x)$	\searrow		\nearrow		\searrow

Ainsi, nous pouvons en déduire que cette fonction possède une partie convexe sur $[0, w^*]$ et une partie concave sur $]w^*, K]$, ainsi que la monotonie désirée (alternance décroissance, croissance, décroissance).

Nous pouvons alors étudier la fonction en ajoutant l'émigration :

$$\dot{x} = g(x) = rx(\frac{x}{K_a} - 1)(1 - \frac{x}{K}) - px \quad (11)$$

Rechercher les équilibres de l'équation 11 revient à résoudre $\dot{x} = 0$:

$$\begin{aligned}\dot{x} = 0 &\iff x\left[-\frac{rx^2}{KK_a} + \frac{rx(K_a + K)}{KK_a} - \frac{r(1 + \frac{p}{r})KK_a}{KK_a}\right] = 0 \\ &\iff x = 0 \text{ ou } -x^2 + x(K_a + K) - (1 + \frac{p}{r})KK_a = 0\end{aligned}$$

$$\Delta = (K_a + K)^2 - 4KK_a(1 + \frac{p}{r})$$

Nos solutions étant de nature biologique, elles doivent être réelles et donc le discriminant doit être strictement positif. Nous trouvons alors une condition d'existence des équilibres différents de 0, dépendante de la constante d'émigration p .

$$\Delta > 0 \iff p < \frac{r(K - K_a)^2}{4KK_a} \quad x_1 = \frac{K_a + K - \sqrt{\Delta}}{2} \quad x_2 = \frac{K_a + K + \sqrt{\Delta}}{2}.$$

Un équilibre est localement stable si et seulement si $\frac{dg}{dx}|_{x^*} < 0$.

Ici, $\frac{dg}{dx} = -\frac{3rx^2}{KK_a} + \frac{2rx(K_a + K)}{KK_a} - r(1 + \frac{p}{r})$. Nous avons ainsi :

- $\frac{dg}{dx}|_0 = -r(1 + \frac{p}{r}) < 0$ donc 0 est localement stable,
- $\frac{dg}{dx}|_{x_1} = \frac{-r}{KK_a}[(K_a + K)(x_1) - 2KK_a(1 + \frac{p}{r})] > 0$ donc x_1 est instable,
- $\frac{dg}{dx}|_{x_2} = \frac{-r}{KK_a}[(K_a + K)(x_2) - 2KK_a(1 + \frac{p}{r})] < 0$ donc x_2 est localement stable.

Correspondance avec l'analyse géométrique

D'après l'étude géométrique, nous avons établi un p limite vérifiant :

$$\begin{cases} p^* = \frac{df}{dx}|_{w^*} \\ p^*w^* = f(w^*) \end{cases}$$

Avec notre fonction explicite f , nous obtenons les valeurs correspondantes de w^* et p^* suivantes :

$$w^* = \frac{K_a + K}{2} \quad \text{et} \quad p^* = \frac{df}{dx}|_{w^*} = r \frac{(K - K_a)^2}{4KK_a}.$$

Nous retrouvons alors comme valeur limite du paramètre d'émigration la condition d'existence des équilibres non nuls.

Modèle logistique semi-discret avec migration pulsée sur un patch, idée de réservoir

Le premier patch étant singulier et la source des premières migrations, nous avons pensé lui attribuer le rôle de réservoir. En lui attribuant une logistique, sa capacité sera toujours plus ou moins optimale et il n'influencera pas sur le reste des migrations, par exemple par une trop rapide extinction.

Soit le modèle suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx(t)(1 - \frac{x(t)}{K}) \quad \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = e^{-pT}x(kT) \end{cases}$$

La solution explicite des équations en temps continu s'obtient de manière classique par séparation des variables et intégration. En prenant comme condition initiale $x(0) = x_0$ à $t=t_0$, elle s'exprime de la manière suivante :

$$x(t) = \frac{x_0 K}{x_0(1 - e^{(-r(t-t_0))}) + K e^{(-r(t-t_0))}}$$

Après avoir injecté cette solution dans l'équation discrète, nous recherchons les points fixes w la vérifiant, soit $w = g(w) = \frac{e^{-pT}wK}{w(1 - e^{-rT}) + K e^{-rT}}$.

Nous obtenons ainsi les équilibres :

$$w_1 = 0 \text{ et } w_2 = \frac{K(e^{-pT} - e^{-rT})}{1 - e^{-rT}}$$

Leur stabilité s'obtient en regardant si la valeur de la dérivée de g au point d'équilibre est strictement inférieure à 1.

$$\text{Ici, } \frac{dg}{dw} = \frac{e^{-rT}e^{-pT}K^2}{(w(1 - e^{-rT}) + K e^{-rT})^2}.$$

$$\begin{aligned} - \frac{dg}{dw}|_0 &= e^{(r-p)T} \\ - \frac{dg}{dx}|_{w_2} &= e^{(p-r)T} \end{aligned}$$

Ainsi,

- si $r < p$ alors 0 est localement stable et w_2 est instable,
- si $r > p$ alors 0 est instable et w_2 est localement stable.

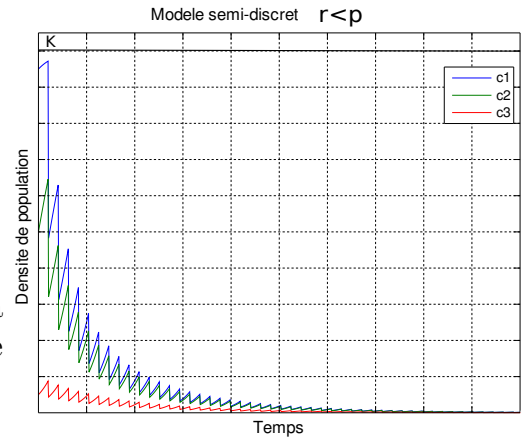


Fig 35 - Cas où $r < p$

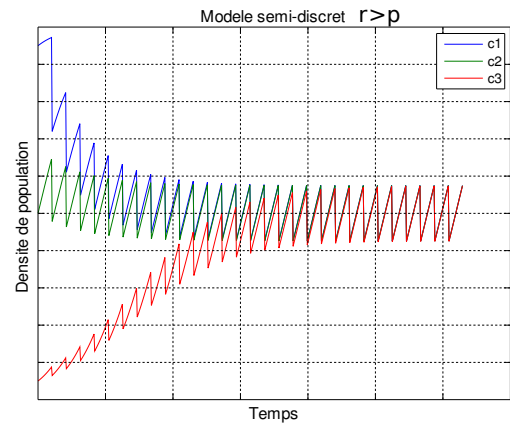


Fig 36 - Cas où $r > p$

Si l'émigration dépasse le taux de croissance alors la population risque l'extinction. Sinon, elle se stabilise à la capacité maximale du milieu.

Modèle logistique inversée semi-discret avec migration pulsée sur un patch

Soit le modèle suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = rx(t)\left(\frac{x(t)}{K_a} - 1\right) \quad \forall t \neq kT \\ x(kT^+) = e^{-pT}x(kT) \end{cases}$$

Dont la solution explicite en continu est :

$$x(t) = \frac{x_0 K_a e^{(-rt)}}{K_a - x_0(1 - e^{(-rt)})}$$

La recherche des points fixes nous amène à trouver $w_1=0$ et $w_2 = \frac{K_a(1 - e^{-(r+p)T})}{1 - e^{-rT}}$.

$$\text{Ici, } \frac{dg}{dx} = \frac{e^{-(r+p)T} K_a^2}{(K_a - w(1 - e^{-rT}))^2}.$$

Nous obtenons ainsi les stabilités aux points d'équilibres :

$$- \frac{dg}{dx}|_0 = e^{-(r+p)T} < 1, 0 \text{ est localement stable}$$

$$- \frac{dg}{dx}|_{w_2} = e^{(r+p)T} > 1, w_2 \text{ est instable.}$$

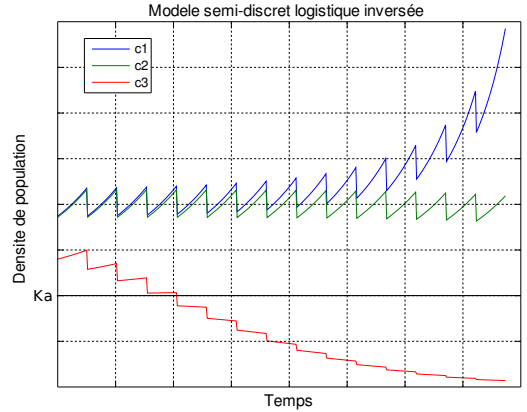


Fig 37 - Trois trajectoires différentes démontrant l'existence de l'équilibre instable

Modèle logistique inversée semi-discret avec migration pulsée sur N patches

Après avoir étudié sur un seul patch le modèle semi-discret avec émigration de la logistique inversée, nous pouvons l'appliquer à N patches, soit un système à N dimensions.

Nous émettons l'hypothèse que la propagation est unidirectionnelle, c'est-à-dire qu'un patch reçoit uniquement des individus du patch précédent et en envoie au patch suivant, et que les populations initiales sont nulles sauf au premier patch.

Tous les individus ont le même taux de croissance et la même capacité d'effet Allee. Le dernier patch ne perd aucun individu.

En temps continu :

$$\forall t \neq kT, \begin{cases} \dot{x}_1(t) = rx_1(t)\left(\frac{x_1(t)}{K_a} - 1\right) \\ \dot{x}_2(t) = rx_2(t)\left(\frac{x_2(t)}{K_a} - 1\right) \\ \vdots \\ \dot{x}_N(t) = rx_N(t)\left(\frac{x_N(t)}{K_a} - 1\right) \end{cases}$$

En temps discret :

$$\begin{cases} x_1(kT^+) = e^{-p_1T}x_1(kT) \\ x_2(kT^+) = e^{-p_2T}x_2(kT) + (1 - e^{-p_1T})x_1(kT) \\ \vdots \\ x_N(kT^+) = x_N(kT) + (1 - e^{-p_{N-1}T})x_{N-1}(kT) \end{cases}$$

$$\begin{cases} x_1((k+1)T^+) = \frac{e^{-p_1T}x_1(kT^+)K_a e^{-rT}}{K_a - x_1(kT^+)(1 - e^{(-rT)})} \\ x_2((k+1)T^+) = \frac{e^{-p_2T}x_2(kT^+)K_a e^{-rT}}{K_a - x_2(kT^+)(1 - e^{(-rT)})} + \frac{(1 - e^{-p_1T})x_1(kT^+)K_a e^{-rT}}{K_a - x_1(kT^+)(1 - e^{(-rT)})} \\ \vdots \\ x_N((k+1)T^+) = \frac{x_N(kT^+)K_a e^{-rT}}{K_a - x_N(kT^+)(1 - e^{(-rT)})} + \frac{(1 - e^{-p_{N-1}T})x_{N-1}(kT^+)K_a e^{-rT}}{K_a - x_{N-1}(kT^+)(1 - e^{(-rT)})} \end{cases}$$

Nous cherchons donc à obtenir les points fixes w_i tels que :

$$\begin{cases} w_1 = \frac{e^{-p_1 T} w_1 K_a e^{-r T}}{K_a - w_1 (1 - e^{(-r T)})} \\ w_2 = \frac{e^{-p_2 T} w_2 (k T) K_a e^{-r T}}{K_a - w_2 (1 - e^{(-r T)})} + \frac{(1 - e^{-p_1 T}) w_1 K_a e^{-r T}}{K_a - w_1 (1 - e^{(-r T)})} \\ \vdots \\ w_N = \frac{w_N K_a e^{-r T}}{K_a - w_N (1 - e^{(-r T)})} + \frac{(1 - e^{-p_{N-1} T}) w_{N-1} K_a e^{-r T}}{K_a - w_{N-1} (1 - e^{(-r T)})} \end{cases}$$

Parmi les $(2N+1)$ points fixes obtenus, certains sont triviaux et impliquent au moins qu'une des populations soit éteinte. Deux points d'équilibres triviaux sont ceux pour lesquels toutes les populations sont éteintes $(0,0,...,0)$ ou toutes sont éteintes sauf la population du dernier patch, égale à la capacité de l'effet Allee $(0,0,...,0,K_a)$.

Afin de déterminer la stabilité de ces équilibres triviaux, nous calculons l'application de premier retour du système en ces points.

$$J(0,0,...,0) = \begin{pmatrix} e^{-(p_1+r)T} & 0 & & \dots & 0 \\ (1 - e^{-p_1 T})e^{(-r T)} & e^{-(p_2+r)T} & 0 & & \\ 0 & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ \vdots & 0 & (1 - e^{-p_i T})e^{(-r T)} & e^{-(p_i+r)T} & 0 \\ 0 & \dots & 0 & (1 - e^{-p_{N-1} T})e^{(-r T)} & e^{(-r T)} \end{pmatrix}$$

Cette matrice étant triangulaire supérieure, les termes diagonaux représentent les valeurs propres qui sont ici toutes inférieures à 1. L'équilibre $(0,0,...,0)$ est donc stable.

$$J(0,0,...,K_a) = \begin{pmatrix} e^{-(p_1+r)T} & 0 & & \dots & 0 \\ (1 - e^{-p_1 T})e^{(-r T)} & e^{-(p_2+r)T} & 0 & & \\ 0 & \ddots & \ddots & 0 & \vdots \\ \vdots & 0 & (1 - e^{-p_i T})e^{(-r T)} & e^{-(p_i+r)T} & 0 \\ 0 & \dots & 0 & (1 - e^{-p_{N-1} T})e^{(-r T)} & e^{(r T)} \end{pmatrix}$$

Cette matrice est aussi triangulaire supérieure, les termes diagonaux sont les valeurs propres. Cependant, $e^{(r T)} > 1$ donc il existe une valeur propre qui ne respecte pas la condition de stabilité. Le point d'équilibre $(0,0,...,K_a)$ est donc instable.

E Matlab

Tous les graphes ont été réalisés à l'aide de Matlab, un logiciel de calcul numérique. Malgré le fait qu'il ne soit pas le plus adapté pour tracer les diagrammes de bifurcations, il a été très utile pour simuler nos modèles semi-discrets.

A l'aide de la routine **ODE**, nous avons pu intégrer nos équations différentielles en temps continu. Les impulsions, situées entre les dynamiques continues consécutives ont été codées de la manière suivante :

1. Le système réalise sa première dynamique en temps continu sur une période T avec comme condition initiale x_0 celle du temps continu, et aboutit ainsi à une certaine valeur de densité de population, dite $x(T)$,
2. L'impulsion, dans ce cas, l'émigration, est réalisée sur cette valeur $x(T)$. D'après notre modèle, nous avons donc une valeur après impulsion égale à $x(T)e^{-pT}$,
3. Le système réalise sa deuxième dynamique en temps continu sur une période T en prenant comme condition initiale, cette fois-ci, la valeur après impulsion $x(T)e^{-pT}$.

Sous Matlab, nous implémentons deux fichiers : un fichier pour intégrer (figure 38 à gauche) et un fichier contenant la fonction (figure 38 à droite).

<pre> x0=110; r=0.3; Ka=50; K=200; param=[r Ka K]; p=0.15; T=2; % Période T pas=0.01; Tspan=0:pas:T; Tfinal=200; % Nombre d'impulsions k=1:1:Tfinal; new=[]; for i=k, % Evolution en temps continu [t, n]=ode23s('mod',Tspan,x0,odeset,param); % Impulsion discrete x0=exp(p*Tfinal)*n(length(n),1); new=[new n(:,1)']; end </pre>	<pre> function [dn]=mod(t,n,flag,param) x1=n(1); r=param(1); Ka=param(2); K=param(3); [dn]=[r*x1*((x1/Ka)-1)*(1-(x1/K));] </pre>
--	---

Fig 38 - A gauche, le code de l'intégration et à droite, de la fonction